

THÈSE

présentée

DEVANT L'UNIVERSITÉ CLAUDE - BERNARD DE LYON

pour obtenir

le diplôme de Docteur de Spécialité (3^e Cycle)
de Sciences Biologiques - (Biologie Appliquée)

PAR

Christian BIEMONT

ETUDE DES EFFETS DE LA CONSANGUINITE AU
NIVEAU DE CERTAINS CARACTERES PHYSIOLOGIQUES
CHEZ *DROSOPHILA MELANOGASTER* MEIG

soutenue le 2 Octobre 1972

devant la Commission d'examen

MM. LEGAY

Président

DAILLIE

DAVID

PETIT

Examineurs

Travaux de la Section de Biologie Générale et Appliquée
de l'Université Claude-Bernard de Lyon — N° 48

C h r i s t i a n B I E M O N T

ETUDE DES EFFETS DE LA CONSANGUINITE AU NIVEAU DE CERTAINS
CARACTERES PHYSIOLOGIQUES CHEZ *DROSOPHILA MELANOGASTER* MEIG.

Laboratoire de Biométrie
Section de Biologie Générale et Appliquée
UNIVERSITE DE LYON-I

U N I V E R S I T E C L A U D E B E R N A R D
L Y O N

Président : M. le Professeur J. BOIDIN

1er Vice-Président : M. R. TOURAINE, Maître de Conférences agrégé

2ème Vice-Président : M. P. PONCET, Maître Assistant

3ème Vice-Président : M. D. SETTELEN, Etudiant

UNITES D'ENSEIGNEMENT ET DE RECHERCHE

UNITES

DIRECTEURS

U.E.R. médicale Grange-Blanche	M. le Professeur D. GERMAIN
U.E.R. médicale Alexis Carrel	M. le Professeur C. GIROD
U.E.R. médicale LYON-Nord	M. le Professeur A. BERTOYE
U.E.R. médicale LYON-Sud-Ouest	M. le Professeur L. TOLOT
U.E.R. des Sciences Pharmaceutiques	M. M. CARRAZ, Maître de Conférences agrégé
U.E.R. des Techniques de Réadaptation	M. le Professeur P. MOUNIER-KÜHN
U.E.R. de Biologie Humaine	M. J.C. CZYBA, Maître de Conférences agrégé
U.E.R. d'Education Physique et Sportive	M. A. MILLON, Professeur E.P.S.
U.E.R. des Sciences Odontologiques	M. R. VINCENT
U.E.R. de Mathématiques	M. le Doyen J. BRACONNIER
U.E.R. de Physique	M. le Professeur M. DUFAY
U.E.R. de Chimie et Biochimie	M. le Professeur D. GAUTHERON
U.E.R. des Sciences de la Nature	M. le Professeur L. DAVID
U.E.R. de Biodynamique et Psychopédagogie	M. R. FONTANGES, Maître de Conférences
U.E.R. de Physique Nucléaire	M. le Professeur A. SARAZIN
U.E.R. de Mécanique	M. le Professeur J. MATHIEU
Observatoire	M. le Professeur J.H. BIGAY
Institut Universitaire de Technologie 1	M. le Professeur B. POUYET
Institut Universitaire de Technologie 2	M. J. GALLET

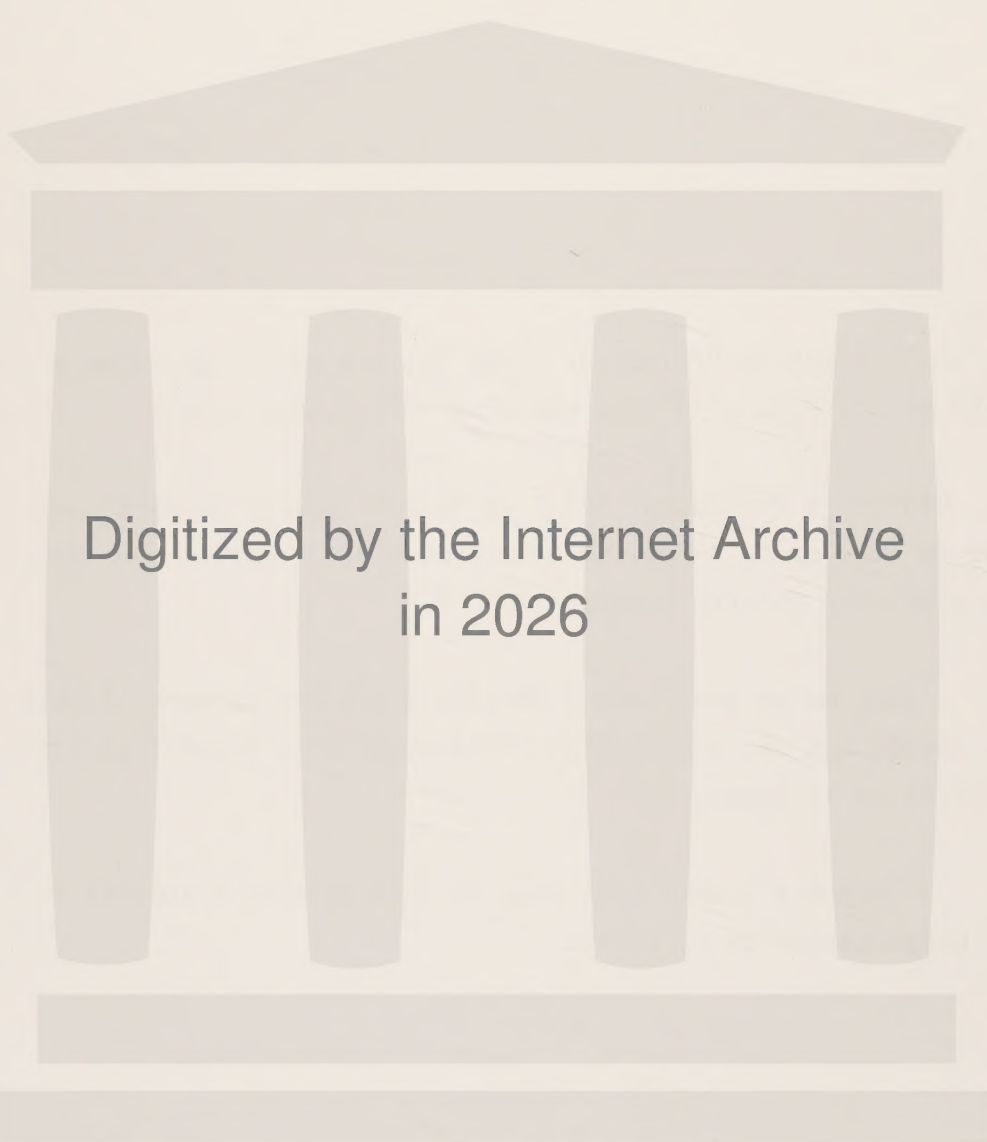
Secrétaire Général : M. P. IZAUTE

A Monsieur le Professeur LEGAY qui m'a permis de mener à bien ce travail, j'adresse mes plus vifs remerciements.

Madame le Professeur PETIT me fait l'honneur de participer au jury de ma thèse, qu'elle trouve ici l'expression de ma plus vive reconnaissance.

J'exprime ma gratitude à Messieurs les Professeurs DAILLIE et DAVID, qui ont bien voulu s'intéresser à ce travail et ont accepté de le juger.

Je remercie Madame PAVE pour le soin qu'elle a apporté à la présentation de ce texte.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

S O M M A I R E

INTRODUCTION	1
I. RAPPELS BIBLIOGRAPHIQUES	2
1. EFFETS DE L'INBREEDING	2
2. MECANISMES DE L'INBREEDING	3
3. CONCLCUSION	3
II. MATERIEL ET METHODES	4
1. MATERIEL BIOLOGIQUE	4
2. METHODE D'ELEVAGE	4
3. REALISATION PRATIQUE DES CROISEMENTS	4
4. MESURE DES CARACTERISTIQUES PHYSIOLOGIQUES	5
III. RESULTATS EXPERIMENTAUX	6
1. ACTION SUR LA FERTILITE	6
2. SEX-RATIO	7
3. COURBES DE PONTE	7
4. LONGEVITE	9
IV. DISCUSSION. CONCLUSION	11
1. DISCUSSION SUR LES RESULTATS EXPERIMENTAUX	11
2. DISCUSSION SUR LES MECANISMES DE L'INBREEDING	12
CONCLUSION GENERALE	16
BIBLIOGRAPHIE	17

"Beau mot que celui de chercheur et si préférable à celui de savant ! Il exprime la saine attitude de l'esprit devant la vérité, le manque plus que l'avoir, le désir plus que la possession, l'appétit plus que la satiété".

J. Rostand

I N T R O D U C T I O N

Le caractère défavorable des croisements consanguins pour la survie de l'espèce est un phénomène connu et classique en génétique et dont l'importance pour le sélectionneur est considérable.

Il faut cependant noter que toutes les lignées domestiquées ou cultivées par nos ancêtres et actuellement très vigoureuses ont été obtenues, le plus souvent, à partir d'un nombre d'individus très réduit. On ne peut plus parler alors du caractère défavorable de l'inbreeding sinon toutes ces souches sélectionnées auraient dû disparaître. L'existence d'une résistance à l'inbreeding au niveau de l'individu ou de l'espèce doit ainsi être retenue.

Les expériences menées au laboratoire, principalement chez les insectes, montrent l'importance de la dépression qui se manifeste au niveau de la plupart des caractères morphologiques, physiologiques, biochimiques et histologiques des organismes inbred.

Plusieurs hypothèses émises pour expliquer ce phénomène, ainsi que l'hétérosis qui lui est directement lié, sont basées sur l'augmentation présumée du degré d'homozygotie des individus consanguins et portent sur la comparaison entre hétérozygotes et homozygotes (LERNER, 1954 ; HALDANE, 1954 ; FISCHER, 1949 et WADDINGTON, 1939).

Plus rarement, quelques auteurs tels SHULL (1912) et HYDE (1914) font intervenir des relations entre les gamètes. Ces idées nous semblent pourtant intéressantes et susceptibles de fournir une approche originale du phénomène de la consanguinité ; c'est pourquoi, dans ce travail, nous aborderons une étude des effets de l'inbreeding chez la *Drosophila* au niveau de caractères physiologiques sensibles uniquement sur les mouches de la première génération consanguine qui résulte du croisement entre individus normaux mais apparentés. Nous utilisons plusieurs types de croisements (frère×sœur, père×fille, mère×fils) qui conduisent à la même valeur théorique (1/4) du coefficient de consanguinité à la première génération mais qui font intervenir des relations différentes entre les gamètes.

I. RAPPELS BIBLIOGRAPHIQUES

L'étude de l'inbreeding au laboratoire a souvent été abordée chez les insectes et notamment sur la *Drosophile*, en raison des facilités d'élevage. Cependant, la dépression apparaissant comme un phénomène général, on peut considérer que les résultats acquis chez les insectes se retrouvent au niveau des vertébrés et même des plantes qui ont, dans certains domaines, été davantage étudiées par exemple au niveau histologique ; nous serons ainsi amené à citer des travaux pris dans l'ensemble des organismes vivants.

Les études sont généralement effectuées sur des lignées obtenues après plusieurs générations de croisements consanguins. Peu de travaux se limitent à l'analyse des effets dès la première génération pour laquelle les conditions de l'environnement et le degré de consanguinité peuvent pourtant être plus facilement maîtrisés que dans des expériences effectuées durant 50 à 100 générations. D'autre part, on est amené à constater le caractère souvent vague et incomplet de certaines expériences, leurs auteurs ne mentionnant que rarement le schéma expérimental.

1. EFFETS DE L'INBREEDING

1.1. ACTION AU NIVEAU DES CARACTERES MORPHOLOGIQUES

La consanguinité n'agit pas d'une manière nette sur les caractères morphologiques. Le nombre de générations considéré doit être très important pour observer un effet. Chez la *Drosophile*, le nombre de soies abdominales et sternopleurales (RASMUSSEN, 1949-1951), le nombre de dents des tarses (CASTLE, 1906), le poids (KIDWELL et KIDWELL, 1966 ; POMEROY, 1970) varient en fonction des générations mais sans montrer de tendance générale. LINTS (1965) observe une diminution de la taille des adultes seulement au bout de la quarantième génération.

L'action de l'inbreeding au niveau des caractères morphologiques paraît s'exprimer de façon divergente selon les caractères, les espèces et les conditions de milieu.

Cependant, si l'augmentation de la consanguinité n'est pas accompagnée d'une dépression apparente des critères étudiés, la variabilité de ces caractères augmente généralement. Cette remarque est importante car elle a attiré l'attention d'un grand nombre de chercheurs qui ont dû en tenir compte dans leurs théories explicatives des mécanismes de la consanguinité.

1.2. ACTION AU NIVEAU DES CARACTERES PHYSIOLOGIQUES

Toute perturbation des caractéristiques physiologiques joue un rôle déterminant pour la survie de l'espèce. La connaissance des effets de la consanguinité à ce niveau prend alors un intérêt très important.

Selon MALOGOLOWSKIN-COHEN, LEVENE (1964), METTLER et GREGG (1969), la viabilité exprimée sous forme de pourcentage d'émergence d'imagos de différentes souches de *Drosophiles* est fortement altérée dès la première génération consanguine. Cette diminution augmente en même temps que la valeur théorique du coefficient d'inbreeding calculé pour divers types de croisements. Mais, d'après DOBZHANSKY et coll. (1963), on ne peut pas conclure à l'existence d'une relation simple entre viabilité et valeur du coefficient d'inbreeding. HOLLINGWORTH et MAYNARD-SMITH (1955) aboutissent aux mêmes résultats pour la vitesse de développement et la fertilité chez *Drosophila subobscura* et concluent de leurs expériences que l'inbreeding agirait au niveau de la spermatogenèse chez les mâles qui produiraient une quantité insuffisante de sperme. DOBZHANSKY et BOESIGER (1968) ont d'autre part montré que la vigueur sexuelle de ces mâles inbred était très diminuée. Il semble que l'ovogenèse chez les femelles doit aussi être perturbée ; ainsi, chez des femelles consanguines étudiées par DAVID (1961), le nombre d'ovarioles fonctionnelles est plus faible que chez les témoins et une rétention des oeufs mûrs peut s'observer. Ceci expliquerait la chute de la fécondité des souches étudiées par GOWEN et JOHNSON (1946) et ROBERTSON et SANG (1944 a). Par contre, PEARL et PARKER (1924) supposent que c'est la limitation de la durée de vie des *Drosophiles* inbred qui interviendrait dans la réduction du nombre d'oeufs pondus.

LINTS (1968) a trouvé que la respiration des *Drosophiles* inbred est supérieure à celle de souche sauvage ; le besoin énergétique de ces mouches consanguines est donc plus important. BOWLER et HOLLINGWORTH (1965) ont montré qu'elles s'adaptent difficilement à des changements de température. Ces auteurs concluent que les individus inbred sont moins bien adaptés à leur milieu que les populations sauvages susceptibles de se développer normalement dans des conditions environnementales variables. Des modifications interviendraient au niveau de la production d'enzymes et de leurs propriétés. HOENIGSBERG, CASTIGLIONI (1958) observent une disparition de certains composés fluorescents chez les souches inbred de *Dro-*

sophiles. De même, KING (1969) montre que le niveau d'activité de la xanthine déshydrogénase diffère significativement entre inbred et sauvage.

Ces résultats suggèrent, d'après ces auteurs, l'existence d'un mécanisme de régulation plus adéquat des populations sauvages.

2. MECANISMES DE L'INBREEDING

L'accroissement de la consanguinité provoque un effet dépresseur sur la plupart des caractères d'un individu ou d'une population. Les souches consanguines apparaissent comme moins viables, moins adaptées à leur milieu et plus sensibles aux modifications de l'environnement. LERNER (1954), dans son ouvrage "Homeostasis of development", pense que leurs capacités de régulation ou d'homéostasie seraient plus faibles et moins efficaces que celles des souches sauvages de référence que l'on qualifie souvent d'hétérozygotes. Cet auteur dit notamment que "l'homozygotie produite par la consanguinité conduirait alors à des individus possédant un pool d'enzymes modifié qualitativement ou quantitativement. Certaines chaînes de réactions seraient alors impossibles ce qui limiterait les possibilités d'adaptation des génotypes aux modifications de l'environnement et accroîtrait ainsi leur variabilité génétique".

HALDANE (1954) postule qu'un individu hétérozygote possède un grand nombre d'enzymes différentes, ce qui assure une plus grande versatilité biochimique des organismes capables alors de résister plus facilement aux fluctuations du milieu.

Ces idées font intervenir des relations complexes entre gènes et phénotypes et semblent plus adéquates pour rendre compte du phénomène que les théories de la superdominance élaborée par JONES (1917) ou de la dépression due à l'état homozygote des gènes récessifs du fardeau génétique (MULLER, 1950). Il est évidemment impossible de rejeter ces hypothèses, basées sur un schéma essentiellement mendélien, qui toutes rendent compte de mécanismes certainement responsables, du moins en partie, des altérations observées. Des recherches ont en effet montré que des facteurs récessifs létaux existent en nombre élevé dans les populations naturelles (CHETVERIKOV, 1926 ; DOBZHANSKY et coll., 1966, etc...).

Cependant, ces auteurs fondent leurs conceptions sur l'accroissement de l'homozygotie des individus consanguins. Or, de nombreuses expériences mettent en doute ces résultats théoriques. Ainsi, PETIT (1970) a pu obtenir encore une réponse à la sélection à la 105ème génération des *Drosophiles* maintenues par croisement entre frère et sœur. KING (1918) observe le même phénomène chez le rat. HARDWICH (1965) est ainsi amené à supposer l'existence chez les lépidoptères de mécanismes qui auraient permis le maintien de populations insulaires malgré un degré élevé de la consanguinité.

Actuellement, certains chercheurs reprennent les idées émises par SHULL (1914) et HYDE (1914) qui disent notamment que : "... these facts make it evident that incompatibility of some kind had arisen between the egg and sperm of the inbred stock". L'inbreeding conduirait à des relations noyau-cytoplasme différentes pouvant aller jusqu'à l'incompatibilité totale conduisant à l'extinction de la lignée. Ces hypothèses sont renforcées par l'observation par LAMN (1936) d'anomalies méiotiques chez le riz ; les chromosomes ne s'apparient plus et des irrégularités apparaissent lors de leur migration. Les mécanismes chromosomiques, liés aux relations existant entre les noyaux mâle et femelle de la cellule oeuf, sont donc perturbés par la consanguinité. ZECEVIC (1960) chez le maïs, BLANCO et GARCIA (1954) chez la *Drosophile* ont constaté que la proportion des chiasmas était diminuée ; ces données doivent être interprétées avec prudence car il est possible que l'inbreeding ait agi au niveau du gène "segregation distorter" découvert chez la *Drosophile* et qui favoriserait les recombinaisons chez certains génotypes par rapport à d'autres.

3. CONCLUSION

Bien que connus depuis de nombreuses années, les effets de l'inbreeding n'ont pas encore reçu d'explication entièrement satisfaisante. Il est sûr que ce phénomène implique des mécanismes divers dont chacun apporte sa contribution dans la dépression.

Les expériences sont généralement effectuées sur des organismes obtenus après plusieurs générations d'inbreeding. Dans ces conditions, il est difficile de séparer les effets de la consanguinité de ceux, certainement très importants, du milieu qui varie d'une génération à l'autre. Les problèmes d'élevage sont toujours fort complexes et, tout chercheur sait qu'il est difficile de maintenir des conditions rigoureusement constantes au cours du temps ; un incident technique est toujours possible, de sorte qu'une dépression observée au bout de 50 générations peut fort bien provenir d'une modification incontrôlée de l'environnement. D'autre part, la longueur d'une expérience, menée pendant plusieurs générations, supprime toute possibilité de répétition. Il ne faut pas négliger non plus la possibilité de sélectionner des individus qui résisteraient à la consanguinité.

Il apparaît ainsi indispensable de reprendre les études de l'inbreeding en employant un schéma expérimental précis et facile à reproduire, impliquant un très petit nombre de générations pour lesquelles les conditions du milieu pourront être maîtrisées le plus possible.

II. MATERIEL ET METHODES

1. MATERIEL BIOLOGIQUE

Nous disposons de deux souches de *Drosophila melanogaster* :

- Une souche sauvage (Varces) prélevée en 1970 dans une cave coopérative des environs de Grenoble et élevée en masse dans deux erlenmeyers de 250 ml contenant environ 50 ml de milieu nutritif.
- Une souche "Algérie" maintenue depuis plus de dix ans au laboratoire et élevée dans des tubes de 100 mm de hauteur et 22 mm de diamètre.

2. METHODE D'ELEVAGE

Les mouches sont maintenues à 25°C, à l'obscurité, dans une étuve ventilée. Nous utilisons le milieu axénique de DAVID (1959). Tous les mois, les mouches des erlenmeyers ou des tubes sont mélangées de manière à maintenir le plus possible le degré d'hétérozygotie des souches et à éviter les phénomènes de dérive génétique ou de consanguinité incontrôlés qui pourraient se manifester dans un élevage trop réduit.

Ces populations présentent des caractéristiques génétiques stables en fonction du temps, aussi, nous les considérerons comme souches de références appelées par la suite P_0 . C'est à partir de ces souches que les croisements ont été réalisés.

3. REALISATION PRATIQUE DES CROISEMENTS

3.1. SCHEMA GENERAL

Les trois types de croisements schématisés figure 1 ont été pratiqués. Nous nous sommes intéressés uniquement à la première génération consanguine pour laquelle ces croisements conduisent à la même valeur du coefficient de consanguinité ($F = 1/4$) calculé selon les formules établies par WRIGHT (1921) et reprises par MALECOT (1948).

3.2. METHODE EXPERIMENTALE

Lorsque le pourcentage d'émergence des imagos de la population initiale P_0 est maximum, 30 mâles et 30 femelles vierges, âgés généralement de moins de six heures, sont prélevés au hasard, après anesthésie à l'éther puis isolés par couple dans des petits tubes de 15 mm de diamètre et 75 mm de hauteur, contenant du milieu nutritif. Les tubes sont retirés de la chambre froide où ils étaient conservés un jour avant l'expérience de façon que leurs parois soient très sèches pour éviter que les mouches endormies ne se collent sur le verre. Deux jours plus tard, nous vérifions la fertilité des femelles et seules les pontes présentant des oeufs fertiles sont conservées. Les femelles n'ayant pas pondu d'oeufs ou dont les oeufs sont stériles sont éliminées ; elles représentent environ 3 % des femelles testées. Les larves effectuent leur développement dans ces petits tubes.

Dès leur naissance les descendants F_1 sont sexés et seul un couple par tube est conservé ; les différents croisements seront effectués sur ces individus.

3.2.1. Croisement entre frères et soeurs (F.S.)

Un mâle et une femelle, frère et soeur, sont tirés au hasard de chacune des 30 descendance F_1 . Les couples sont alors placés isolément dans des petits tubes pour la fécondation ; c'est sur les oeufs et sur la descendance de ces couples F_1 que nous étudierons les effets de la consanguinité.

3.2.2. Croisement entre parents et enfants (P.E.)

Deux cas doivent être distingués :

- Père-fille (P.F.). Les femelles F_1 sont croisées avec leur père P_0 . Ces mâles P_0 sont âgés de 10 jours, mais leur fertilité ne subit aucune diminution pendant cette période d'attente.

- Mère-fils (M.F.). Ce croisement a nécessité une modification du schéma expérimental. En effet, dans ce cas, les mâles F_1 sont croisés avec leur mère P_0 qui a déjà subi une première insémination. Il est donc nécessaire d'attendre que les oeufs pondus par ces femelles n'éclosent plus pour réaliser un nouvel accouplement.

60 couples ont été prélevés à partir de la souche de référence. Au bout de 48 heures, les femelles sont séparées des mâles et isolées dans des petits tubes renouvelés

tous les trois jours. La ponte des premiers jours est conservée et 15 jours plus tard, lorsque les oeufs pondus par les femelles P_0 sont devenus stériles, 30 de ces femelles tirées au hasard parmi les 60 sont accouplées avec leur fils F_1 ; les 30 autres sont également mises en présence des mâles de la génération F_1 mais après tirage au sort de ces derniers ; ces 30 couples seront considérés comme témoins.

4. MESURE DES CARACTERISTIQUES PHYSIOLOGIQUES

4.1. FERTILITE

Les femelles vierges F_1 ou P_0 , selon le croisement considéré sont inséminées respectivement par leur frère, leur père ou leur fils.

Les femelles fertiles sont conservées, en groupe, séparées des mâles ; à l'âge de 4 jours, donc au maximum de ponte selon GOWEN et JOHNSON (1946) et NARAIN (1962), elles sont remises dans un tube de ponte muni d'une lame recouverte d'une mince couche de milieu dont la pellicule superficielle a été enlevée de manière à favoriser l'oviposition. Dans toutes ces manipulations, pour transvaser les mouches d'un tube dans un autre, l'anesthésie n'est pas employée car elle provoque une diminution de la fertilité des mouches.

30 oeufs, pondus pendant un intervalle d'une demi-heure à une heure, sont repiqués sur un morceau de papier filtre imbibé d'alcool à 70° G.L. Ce carré de papier est déposé à la surface du milieu du tube d'élevage. Généralement, 10 lots de 30 oeufs sont ainsi repiqués isolément dans 10 tubes. 24 heures puis 48 et 72 heures plus tard, nous comptons le nombre d'oeufs éclos, facilement reconnaissables à leur forme aplatie et ridée. Les oeufs fécondés présentant un arrêt de développement deviennent bruns au bout de 48 ou 72 heures. Les imago présents dans les tubes sont dénombrés à partir du 9ème jour.

Nous obtenons ainsi plusieurs informations relatives au pourcentage de stérilité des oeufs, à la proportion d'arrêts de développement, à la mortalité larvo-nymphale et au sex-ratio.

La fréquence d'éclosion des oeufs correspond au rapport du nombre d'oeufs éclos au nombre d'oeufs repiqués.

La fréquence d'émergence des imagos est exprimée sous forme du rapport du nombre d'adultes sur le nombre d'oeufs éclos et donne une estimation de la mortalité larvo-nymphale.

4.2. COURBE DE PONTE ET MORTALITE

30 femelles de la génération à étudier sont fécondées au hasard par 30 mâles de la même génération. Les couples sont répartis par lots de 5 dans des tubes de ponte contenant une lame recouverte de milieu et changée tous les matins. Les oeufs sont dénombrés journellement sous une loupe binoculaire, pendant toute la durée de la vie des mouches.

Parallèlement à cette expérience, nous avons dénombré les femelles mortes chaque jour ce qui nous a permis de tracer les courbes de mortalité sous ces conditions expérimentales.

III. RESULTATS EXPERIMENTAUX

1. ACTION SUR LA FERTILITE

1.1. SOUCHE VARCES

Toutes les données sont rassemblées dans le tableau 1A. Pour chaque croisement trois ou quatre répétitions étalées sur l'ensemble de l'année ont été réalisées.

L'analyse statistique appliquée sous forme de tables de contingence aux résultats obtenus à l'intérieur d'un même croisement, ne montre pas de différence significative entre les valeurs. Les observations sont donc homogènes, ce qui nous permet de les regrouper pour calculer la fréquence d'éclosion des oeufs et la fréquence d'émergence des imagos.

Les résultats des croisements consanguins ont été comparés entre eux et à la génération parentale, par des tests χ^2 de comparaison de fréquence. Nous aboutissons aux conclusions suivantes :

- Le taux d'éclosion des oeufs d'individus F_2 résultant d'un accouplement entre frère et soeur et entre mère et fils est statistiquement plus faible que celui de la génération parentale témoin.

Cette baisse de fertilité des oeufs après croisements consanguins n'est pas due à un accroissement du nombre d'oeufs non fécondés mais à des arrêts de développement embryonnaire qui se manifestent par le noircissement des oeufs. Ce résultat se retrouve lors du croisement entre frères et soeurs d'individus F_2 , donc déjà consanguins. Le nombre d'embryons abortifs augmente mais non le nombre d'oeufs non fécondés.

Tableau 2

Comparaison de la fertilité de Drosophiles non consanguines et consanguines (résultant d'un croisement F.S.), croisées entre frères et soeurs (souche VARCES).

	$F_1 \times F_1$ (frère $\times$ soeur)	$F_2 \times F_2$ (frère $\times$ soeur)	Témoin
Nombre d'oeufs repiqués	540	270	1039
Nombre d'oeufs éclos	485	217	963
Nombre d'oeufs avec arrêt de développement	15	44	0
$\frac{\text{Oeufs éclos}}{\text{Oeufs repiqués}} \times 100$	89,8	80,3	93,7 $\pm$ 2,7
$\frac{\text{Oeufs éclos+oeufs avecarrêt de développement}}{\text{Oeufs repiqués}} \times 100$	92,6	96,6	93,7 $\pm$ 2,7

Ainsi, la différence entre les fréquences d'éclosion des oeufs des générations P_0 et F_2 F.S. ou F_2 M.F., donne une estimation de la mortalité embryonnaire due à l'accroissement de la consanguinité. Cette mortalité n'est pas augmentée à la suite du croisement entre père et fille (P.F.).

- Le taux d'émergence des adultes subit une altération pour les croisements F.S. et P.F. très supérieure à celle observée avec le croisement M.F.

1.2. SOUCHE ALGERIE

Seul le croisement entre frère et soeur a été effectué sur cette souche. L'accroissement de la consanguinité ainsi réalisé ne provoque qu'une très légère modification de la fréquence d'éclosion des oeufs et du pourcentage d'émergence des imagos. La différence observée entre les générations parentale et consanguine est nettement plus faible que celle obtenue avec la souche VARCES (tableau 1B).

1.3. VARIABILITE

Afin d'obtenir des renseignements complémentaires, nous avons étudié la fertilité de couples isolés. La forte fertilité des femelles de la génération parentale ne permet pas

de mettre en évidence des différences individuelles nettes. Pour les croisements en stricte consanguinité (F.S. et M.F.), il apparaît que seules certaines femelles présentent une mortalité embryonnaire importante pouvant atteindre 70 % des embryons et responsable de la diminution moyenne observée. D'autres couples ont une fertilité normale analogue à celle de la génération témoin. Le tableau 3 exprime la variabilité observée, au niveau de l'éclosion des oeufs et de l'émergence des imagos, des générations témoin et consanguine.

Tableau 3

SOUCHE VARCES
Variabilité au niveau de la fertilité des femelles
P₀ considérées individuellement

A : femelles croisées avec des mâles F₁ pris au hasard. 30 femelles, 300 oeufs repiqués.
B : femelles croisées avec leurs fils F₁. 30 femelles, 300 oeufs repiqués.

A : TEMOIN	POURCENTAGE MOYEN	VARIANCE	COEFFICIENT DE VARIATION (s/ $\bar{x}$)
éclosion des oeufs	94,31	22,38	0,050
émergence des adultes	95,06	10,34	0,033
B : CONSANGUIN	POURCENTAGE MOYEN	VARIANCE	COEFFICIENT DE VARIATION (s/ $\bar{x}$)
éclosion des oeufs	81,28	329,54	0,223
émergence des adultes	89,53	63,46	0,089

La baisse de fertilité des oeufs résultant d'un croisement entre apparentés serait donc due à une petite fraction de femelles dont les oeufs seraient sensibles à un accroissement de la consanguinité.

1.4. CONCLUSION

Les mortalités embryonnaire et larvo-nymphale semblent répondre différemment et indépendamment à la consanguinité. Le type de croisement utilisé intervient également ; ces croisements, qui théoriquement devraient conduire au même degré de consanguinité de 1/4, ne provoquent pas la même dégénérescence au niveau de la mortalité embryonnaire d'une souche.

Les deux souches Varces et Algérie réagissent différemment. Le passé de la souche Algérie, élevée depuis plus de 10 ans au laboratoire pourrait être responsable de cette différence ; il est alors permis de penser que cette souche a subi des modifications génétiques au cours du temps, ce qui lui permettrait actuellement de présenter une certaine résistance à la consanguinité. Ces résultats montrent la nécessité d'une étude comparative entre souches naturelles et souches de laboratoire.

2. SEX-RATIO

La valeur du sex-ratio, exprimée sous forme du rapport du nombre de mâles au nombre de femelles, varie d'une répétition à une autre, aussi bien pour la génération parentale que pour les générations consanguines. Il est alors impossible de conclure à une action de la consanguinité à ce niveau.

3. COURBES DE PONTE

3.1. CONSIDERATIONS D'ORDRE GENERAL

Les figures 2 et 3 représentent la production moyenne d'oeufs, par femelle, en fonction du temps, pour les générations P₀, F₁ et F₂ des deux souches Algérie et Varces.

Les résultats obtenus sont en accord avec les expériences de GOWEN, JOHNSON (1946) et de NARAIN (1962). Les premiers jours, le nombre d'oeufs pondus croît puis atteint un maximum entre le 4ème et le 6ème jour. Ensuite, la production diminue progressivement jusqu'au 50ème jour environ. Cette décroissance est généralement admise comme étant exponentielle par divers auteurs. Or, si nous calculons les valeurs du coefficient de corrélation linéaire (r) sur les données brutes et sur les données transformées par les logarithmes (tableau 4), il

apparaît que pour toutes les courbes les valeurs de r sont plus élevées dans le cas d'une croissance linéaire que pour une diminution exponentielle.

Tableau 4

Courbe de ponte : Etude de la corrélation linéaire de la ponte moyenne en fonction des jours. Le coefficient de corrélation est calculé à partir des données brutes et à partir des données transformées par les logarithmes.

	----- Souche Varces -----						----- Souche Algérie -----			
	P_0	F_1	F_2 (F.S)	F_2 (P.F)	mère x fils r	M.F	P_0	F_1	F_2 (F.S)	F_2 (P.F)
Données	-0,9820	-0,9814	-0,9792				-0,9850	-0,9178	-0,9552	
brutes	-0,9859	-0,9808		-0,9906	-0,9719	-0,9500	-0,8871	-0,9892		-0,9784
Log	-0,9330	-0,9227	-0,9669				-0,9642	-0,8101	-0,9609	
(données)	-0,9336	-0,9017		-0,9661	-0,9755	-0,9799	-0,9117	-0,9180		-0,9671

Ces résultats sont en contradiction avec les conclusions de GOWEN, JOHNSON et NARAIN reprises et développées récemment par Mc MILLAN et coll. (1970). Ces auteurs ont généralement arrêté leurs expériences au bout d'une dizaine de jours de sorte qu'une grande quantité d'information, qui aurait été fournie par une étude complète sur toute la vie des mouches, a ainsi été perdue. D'autre part, on peut regretter que les analyses de GOWEN et JOHNSON, sur qui s'appuient toutes les autres études, portent uniquement sur les données transformées par les logarithmes ; aucune comparaison n'a été faite entre des décroissances linéaire et exponentielle du nombre d'oeufs pondus.

3.2. GENERATIONS PARENTALES

Les courbes de ponte des générations P_0 et F_1 présentent quelques différences ; cependant, les graphes cumulatifs (Figures 4 et 5) indiquent que le nombre total d'oeufs pondus N est le même pour les deux générations. Ce résultat est important car il montre que ce nombre N est caractéristique de la souche et varie peu selon les générations, sous les conditions expérimentales utilisées.

Bien que certains auteurs, dans le but de comparer plusieurs souches, utilisent le nombre d'oeufs pondus pendant une période donnée, nous pouvons dire que cette valeur ne donne pas une bonne estimation de la ponte totale, pour peu qu'on ait introduit une variation d'ordre génétique.

En effet, dans ces conditions et pour les 15 premiers jours de ponte par exemple, nous serions amené à conclure que la fécondité varie selon les générations P_0 et F_1 . Or, c'est la forme de la courbe de ponte, donc la vitesse d'oviposition des oeufs qui varie et non le nombre total d'oeufs pondus pendant toute la vie qui lui reste constant.

Cependant, la connaissance des courbes de ponte obtenues sur toute une vie nous permettra, pour des études ultérieures de consanguinité, de ne considérer que les 15 ou 20 premiers jours de ponte à partir desquels les courbes des générations parentales et inbred seront suffisamment dissociées pour permettre d'observer des différences.

Les légères modifications observées dans la forme des courbes de ponte des générations P_0 et F_1 pourraient être dues aux transformations apportées dans les conditions d'élevage des mouches de la génération F_1 (emploi de petits tubes donc action possible sur la taille des imagos et utilisation de 30 couples seulement). Les *Drosophiles* F_2 dérivées des F_1 et élevées dans les mêmes conditions pourraient alors subir une altération plus importante susceptible d'interférer avec les effets possibles de l'inbreeding.

Pour répondre à cette question, nous avons soumis des mouches à cette méthode particulière d'élevage, sans consanguinité, pendant trois générations. La courbe de ponte alors obtenue est superposable à celle d'une génération parentale normale. Les mouches ne sont donc pas perturbées par le nouveau mode d'élevage. Ainsi, les effets observés à la génération F_2 , après croisement consanguin seront bien dus à un accroissement de la consanguinité et non à une action du milieu.

3.3. COMPARAISON DES CROISEMENTS FRERE *SOEUR ET PERE *FILLE

Pour les deux types de croisements, la courbe de ponte de la génération F_2 est différente et située en-dessous de celles des générations P_0 et F_1 (Figures 2, 3, 4 et 5). Le nombre maximum et le nombre total d'oeufs pondus sont plus faibles et ce dernier représente une perte d'oeufs d'environ 30 %. La position du maximum et la durée totale de la ponte ne semblent pas modifiées d'une manière très significative (Tableau 5). Cependant, la fin des courbes de ponte, à partir du 30ème jour est peu discernable de celle des courbes des générations témoins.

Il est remarquable de constater que les deux types de croisements F.S. et P.F. conduisent exactement aux mêmes résultats au niveau de la ponte, et ceci se vérifie pour les deux souches Varces et Algérie.

Deux hypothèses peuvent être formulées :

- Les deux types de croisements conduisent au même degré de consanguinité et l'action au niveau de la ponte est la même.

- La nature de la consanguinité n'est pas la même mais provoque une dépression identique au niveau de la fécondité. Selon cette hypothèse, la fécondité apparaîtrait comme un processus qui répondrait par une diminution constante à une modification génétique ou environnementale lorsque celle-ci ne dépasserait pas un seuil donné.

Pour tester ces deux hypothèses, nous avons étudié l'influence d'une surpopulation larvaire et d'une diminution temporaire de la température après l'éclosion, au deuxième jour de ponte (Figures 6 et 7).

Dans ces deux cas, le nombre total d'oeufs pondus est le même que pour les deux générations inbred F_2 ; cependant, le nombre d'oeufs obtenus au maximum de ponte est plus faible et les courbes cumulées sont inférieures aux consanguines jusqu'au 20ème jour environ. Le nombre de jours de ponte et la durée moyenne de vie sont plus élevés (Tableau 5).

Il est bien évident que ces expériences sont incomplètes et nécessiteraient une analyse plus fine, mais on peut conclure que l'inbreeding ou des changements de température ou de densité larvaire, tels que nous les avons pratiqués, provoquent la même dépression seulement au niveau de la fécondité totale. Des chocs plus importants seraient peut-être nécessaires pour obtenir une diminution plus marquée ; il serait alors intéressant d'effectuer de tels chocs sur la génération inbred F_2 .

Le seul critère de la fécondité totale ne suffit donc pas pour la comparaison des deux croisements F.S. et P.E. Mais, toutes les autres caractéristiques relatives à la forme et à la durée de la courbe de ponte, à la position et à l'importance du maximum de ponte, contribuent à renforcer l'idée que la ponte est altérée de la même manière pour les deux types de croisements.

3.4. CROISEMENT MERE*FILS

La fécondité totale des descendants consanguins du croisement mère *fils (M.F.) est intermédiaire entre celle des *Drosophiles* témoins et celle des descendants des croisements frère *sœur et père *fille (Figures 8 et 9).

Bien que les femelles témoins testées, pour ce croisement M.F., proviennent d'oeufs pondus par des mouches âgées de 15 jours, la fécondité totale n'est pas significativement différente de celle obtenue avec des couples descendant de femelles jeunes (4 jours). Ce résultat est en désaccord avec les expériences de DAVID (1956) qui a montré qu'un âge élevé des femelles provoque une augmentation de la fécondité de leur descendance. Les conditions expérimentales utilisées peuvent peut-être expliquer ces deux résultats différents. Nos femelles ont, en effet, subi une première fécondation à 1 jour après laquelle elles ont été isolées jusqu'à ce que leurs oeufs n'éclosent plus ; à ce moment, elles ont été mises en présence de leurs fils. Dans ses expériences, DAVID a étudié la fécondité de *Drosophiles* provenant d'oeufs pondus par des femelles âgées de 15 jours mais maintenues en groupe et ayant pu subir ainsi plusieurs fécondations. D'autre part, cet auteur a dénombré les oeufs pondus pendant les 10 premiers jours ; si nous considérons seulement cette période, il apparaît également une légère différence entre les descendants de femelles jeunes et ceux de femelles âgées qui pondent plus, cependant, chez ces derniers, une compensation semble s'établir par la suite, la ponte qui était importante au début de la vie diminue ensuite plus rapidement que pour les descendants des femelles jeunes. De sorte qu'il est possible que l'âge des parents influence la vitesse d'oviposition des oeufs des descendants et non le nombre total d'oeufs pondus.

4. LONGEVITE

4.1. CROISEMENTS F.S. et P.F.

Pour les deux souches, le croisement F.S. provoque une modification nette de la courbe

de mortalité des adultes (Figures 10 et 11). Cette courbe décroît plus rapidement que celle de la génération témoin de sorte que la durée moyenne de vie des individus consanguins F_2 se trouve diminuée (Tableau 5). La durée de vie maximum n'est pas sensiblement plus faible en F_2 qu'en P_0 . Ainsi, du 40ème au 50ème jour, quelques individus inbred survivent encore et pondent autant d'oeufs que ceux de la génération parentale ; ceci expliquerait le chevauchement des courbes de ponte témoin et consanguines vers la fin de la vie des mouches.

Le temps létal 50, temps au bout duquel 50 % des individus sont morts, diffère de 8 à 10 jours entre les générations P_0 et F_2 .F.S. ; la variation observée entre les générations P_0 et F_2 .P.F. est moins importante. Pour les deux croisements consanguins, environ 20 % des mouches meurent avant le 20ème jour contre 2 à 3 % pour la génération parentale.

Le croisement P.F. conduit à une augmentation de la mortalité, très élevée avant le 25ème jour ; le pourcentage de femelles mortes devient ensuite plus faible que pour la génération F_2 .F.S. de sorte que la courbe P.F. se superpose plus ou moins à celle des témoins à partir de ce 25ème jour.

4.2. CROISEMENT M.F.

Ce croisement ne provoque pas de modification de la mortalité des femelles consanguines qui se comportent comme les femelles témoins (Tableau 1A et Figure 12).

IV. DISCUSSION. CONCLUSION.

1. DISCUSSION SUR LES RESULTATS EXPERIMENTAUX

1.1. VIABILITE DES GENERATIONS CONSANGUINES

L'accroissement du degré de consanguinité d'une population soumise à un mode strict de croisement entre frère et sœur et entre père et fille provoque une altération immédiate et importante, au niveau de la viabilité, observable dès la première génération consanguine.

Tous les individus ne semblent pas répondre de la même manière. Ainsi, la fertilité est fortement diminuée chez certaines femelles alors qu'elle n'est pas altérée chez d'autres qui ne diffèrent pas des témoins. Ce résultat se retrouve au niveau de la fécondité et de la durée de vie.

La mortalité plus élevée des individus consanguins pourrait dans une certaine mesure rendre compte de la diminution du nombre d'oeufs pondus ; Cependant, nous avons vu qu'une modification de l'environnement, telle une augmentation de la densité larvaire, diminue la ponte totale de la souche parentale dans une proportion semblable à celle obtenue avec les croisements consanguins F.S. et P.F., alors que la durée moyenne de vie est très augmentée ; ces résultats sont en accord avec ceux de LINTS (1966). La limitation de la durée de vie n'explique donc pas à elle seule la diminution de la ponte des générations consanguines.

Dès les 20 premiers jours de vie, il semble que des individus consanguins, dont la sensibilité à l'inbreeding serait importante, disparaissent, de sorte que les mouches qui vivent encore après le 20ème ou le 30ème jour, résulteraient d'une sélection naturelle en faveur d'une capacité de résistance à la consanguinité. Selon cette hypothèse, il devrait être possible, à partir de ces mouches, de sélectionner une souche de *Drosophiles* résistante à toute modification de son état de consanguinité. Dans le cas d'une petite population, ce phénomène d'adaptation à la consanguinité pourrait permettre, par le jeu de la sélection naturelle, l'établissement de colonies résistantes.

Ces conclusions sont en accord avec les observations de certains auteurs tel HARDWICH (1965) qui constate que les populations insulaires de noctuelles résistent mieux à la consanguinité que les populations continentales. Cet auteur déclare, en effet, que :

- "Si les insectes proviennent d'une population continentale, les migrations mettant en présence des individus de populations différentes assurent l'intervention de l'hétérosis et par là même la survie de l'espèce.

- Si les insectes appartiennent à une population insulaire, la possibilité de se reproduire pendant un nombre important de générations s'explique par la création de types naturels capables génétiquement de résister à un degré élevé de consanguinité. Ces populations ont alors une tolérance à l'inbreeding supérieure à celle des populations continentales".

Ainsi, les espèces réagissent différemment à la consanguinité ; elles peuvent répondre immédiatement par une baisse générale de leur viabilité pouvant aller soit vers une disparition totale de la lignée, soit vers une sélection d'individus résistants, capables d'assurer la survie de l'espèce.

1.2. CONCLUSION

La Figure 13 récapitule schématiquement l'ensemble des résultats obtenus avec les différents types de croisement utilisés. Les deux croisements entre parents et enfants (P.F. et M.F.) conduisent à des résultats différents. Le croisement P.F. ne modifie pas la mortalité embryonnaire mais provoque une augmentation des mortalités larvo-nymphale et imaginaire et diminue la fécondité des *Drosophiles* adultes ; le croisement M.F. accroît la mortalité embryonnaire et entraîne une altération au stade imaginal plus faible que celle observée avec le croisement P.F.

Le croisement F.S. provoque une dégénérescence générale au niveau de l'ensemble des caractères physiologiques et apparaît ainsi comme la résultante des deux croisements P.F. et M.F.

Les théories relatives à la consanguinité, présentées jusqu'à maintenant, ne permettent pas d'expliquer ces résultats d'une manière satisfaisante. En effet, les trois croisements utilisés conduisent théoriquement à la même valeur du coefficient de consanguinité ; ainsi, si on se base sur un schéma mendélien et, si on considère que la consanguinité provoque une

augmentation du degré d'homozygotie du génome, alors les oeufs et les adultes consanguins, obtenus par les trois croisements F.S., P.F. et M.F., devraient présenter la même déficience enzymatique (LERNER, HALDANE, ...) et donc la même réponse à l'accroissement de leur degré de consanguinité. Il est nécessaire de rappeler que les études ont porté sur des oeufs pondus par des individus que l'on peut qualifier de "normaux" mais croisés entre apparentés (P.F., M.F. et F.S.). Les oeufs témoins proviennent d'individus élevés dans les mêmes conditions que les consanguins mais croisés au hasard.

Cette remarque nous permet de rejeter des explications faisant intervenir des mécanismes physiologiques classiques (influence de l'âge des parents par exemple) et qui auraient pu permettre d'interpréter nos résultats.

Ces considérations nous ont amené à proposer une interprétation des mécanismes de l'inbreeding pouvant rendre compte de nos résultats expérimentaux pris globalement et de l'ensemble des données fournies par la bibliographie.

Nous tenons à dire que cette approche théorique a été initialement construite à partir des résultats des croisements frère×soeur et père×fille, l'étude du croisement mère×fils n'étant pas achevée lors des premières tentatives d'explications. L'interprétation permettait de prévoir les effets de ce dernier croisement ; l'expérience a vérifié ces prévisions. Le croisement mère×fils peut alors être considéré comme un argument en faveur de nos hypothèses.

2. DISCUSSION SUR LES MECANISMES DE L'INBREEDING

2.1. ESSAI D'INTERPRETATION DES RESULTATS

Cette analyse s'appuie sur les recherches classiques en embryologie expérimentale sur les transplantations nucléaires et les hybrides interspécifiques ; elle est en accord avec les données acquises au niveau des synthèses d'ARN et des processus d'activation de l'ADN au cours du développement embryonnaire étudiés, notamment chez l'oursin et les amphibiens, (BRINGS et KING, 1957 ; BRACHET, 1960 ; DI BERNARDINO, 1970).

2.1.1. considérations générales

Nos résultats expérimentaux suggèrent que les gamètes mis en présence ne jouent pas le même rôle dans les différents croisements consanguins. Des interactions diverses, selon le croisement, pourraient s'établir entre les produits de l'ovule et du spermatozoïde. Une explication possible de ce phénomène peut être fournie en considérant que les deux lots chromosomiques d'origine maternelle et paternelle d'une cellule subissent des transformations lors de leur passage dans un organisme.

La comparaison des croisements frère×soeur et parent ×enfant nous a amené à conclure que l'action de la consanguinité, au niveau de la mortalité embryonnaire, est indépendante de celle au niveau de la mortalité larvo-nymphale et de l'ensemble des réactions des individus adultes. Nous proposons ainsi de distinguer deux étapes distinctes dans le mode d'action de l'inbreeding.

- Première étape. Action dès les premiers stades du développement embryonnaire, c'est-à-dire après la fusion des gamètes mâle et femelle. Puisque les deux croisements F.S. et P.F. ne diffèrent que par le mâle utilisé pour la fécondation de la femelle F₁, il semble que la réalisation des mécanismes primordiaux nécessaires à un développement normal soit sous la dépendance d'interactions ovule-spermatozoïde ; d'où l'idée que le noyau mâle doit contenir des éléments d'information qui doivent être compatibles avec la structure de l'entité cytoplasme-noyau femelle. Cette hypothèse est renforcée par le fait que l'inbreeding provoque des anomalies au niveau de la structure des chromosomes et de leurs déplacements lors des divisions cellulaires (BLANCO, 1949-1954 ; ZECEVIC, 1960 ; LAMN, 1936). On peut, en effet, supposer que si le cytoplasme n'est pas adéquat pour recevoir le noyau spermatique, les chromosomes et les processus cellulaires seront altérés et le développement embryonnaire sera abortif.

- Deuxième étape. Action à un stade plus tardif conduisant à des altérations du métabolisme qui se manifesteront chez les organismes consanguins adultes ou larvaires.

Dans le croisement P.F., la femelle F₁ est croisée avec un mâle P₀, que l'on peut donc qualifier de normal ; les oeufs issus de ce croisement sont fertiles mais les adultes sont anormaux. Ainsi, l'ovule F₁ serait responsable des anomalies observées au stade imaginal.

Dans le croisement mère×fils, la présence du spermatozoïde F₁ est responsable de l'augmentation de la mortalité embryonnaire qui serait provoquée par une modification des interactions nécessaires aux premiers stades du développement. La première étape dépendrait donc de l'état du gamète mâle qui doit être compatible avec le gamète femelle. Le pourcentage d'émergence des adultes n'est pas altéré, il est donc nécessaire que l'ovule soit "normal" pour que la deuxième étape soit réalisable.

2.1.2. Théorie

Nous formulons l'hypothèse que les génomes mâle et femelle comporteraient des zones particulières que nous appellerons zones de reconnaissance gamétique (Z.R.G.) susceptibles d'interagir entre elles par l'intermédiaire de substances ou facteurs de reconnaissance gamétique (F.R.G.). Ces zones posséderaient plusieurs sites qui se trouveraient dans un état activé ou réprimé ; ces derniers auraient besoin de recevoir une information envoyée par les sites homologues de l'autre lot chromosomique pour devenir actifs. Deux sites homologues à l'état activé ne seraient pas fonctionnels. Ainsi, un site actif n'aurait comme rôle que l'activation du site homologue réprimé et, c'est ce dernier site qui interviendrait pour contrôler les processus du métabolisme au cours du développement.

Après la fécondation, certains sites chromosomiques inactifs de l'un des gamètes (gamète A, Figure 14) subiraient une activation sous l'action des F.R.G. produits par les sites homologues actifs de l'autre génome (génome B) et, cette activation provoquerait le déclenchement et assurerait le bon fonctionnement des premiers processus métaboliques de la cellule oeuf. Dans la deuxième étape, les sites de reconnaissance gamétique (S.R.G.) actifs du gamète B vont agir à leur tour au niveau des S.R.G. du gamète A. Cette deuxième étape correspondrait au début d'activité réelle du gamète B et serait nécessaire à la réalisation des synthèses indispensables au fonctionnement du métabolisme des individus adultes.

Toute perturbation au niveau de l'une de ces étapes aboutirait soit à un développement embryonnaire abortif, soit à des modifications morphologiques ou physiologiques visibles chez les imagos. Ainsi, un développement normal nécessiterait la mise en présence de gamètes dont la localisation des S.R.G. activés est différente.

Dans ces conditions, nous pouvons comprendre comment les croisements en stricte consanguinité peuvent mener à l'établissement d'une incompatibilité entre les gamètes.

La Figure 15 représente les différentes étapes possibles conduisant à la reconnaissance entre deux gamètes apparentés. Les gamètes mâle et femelle issus d'un même individu devraient posséder les mêmes sites à l'état activé de sorte que, si l'on croise des frères et soeurs entre eux, le processus d'activation n'est plus possible dès la première étape et le développement embryonnaire est abortif. Par contre, dans le croisement entre père et fille bien que les S.R.G. actifs du spermatozoïde B_0 se retrouvent aussi chez l'ovule A_0 , celui-ci possède d'autres sites actifs qui n'existent pas chez le mâle. Or, les oeufs issus de ce croisement sont très fertiles ce qui implique que la première étape d'activation est normale. Ainsi, c'est le génome femelle qui doit fabriquer en premier les F.R.G. qui agiront au niveau des sites analogues inactifs du génome spermatique ; ce dernier agira à son tour sur le lot chromosomique femelle lors de la deuxième étape.

Après cet ensemble d'interactions et pour les deux croisements F.S. et P.F., les Z.R.G. posséderont la même structure ; ceci expliquerait, au moins dans une certaine mesure, la similitude du point de vue physiologique des individus issus de ces deux types de croisements. Les croisements au hasard entre individus consanguins F_2 .F.S. ou F_2 .P.F. qui conduisent à la même diminution, au niveau de la fertilité (Tableau 6) confirment ces résultats.

Tableau 6

Comparaison de la fertilité d'individus consanguins obtenus par croisement frère×sœur et père×fille et croisés au hasard (Souche Varces).

	F.S. $F_2 \times F_2$	P.F. $F_2 \times F_2$
Nombre d'oeufs repiqués	316	340
Nombre d'oeufs éclos	292	317
Nombre d'adultes	265	286
$\frac{\text{Nombre d'oeufs éclos}}{\text{Nombre d'oeufs repiqués}} \times 100$	92,4	93,2
$\frac{\text{Nombre d'adultes}}{\text{Nombre d'oeufs éclos}} \times 100$	90,7	90,2
$\frac{\text{Nombre d'adultes}}{\text{Nombre d'oeufs repiqués}} \times 100$	83,8	84,1

Dans le croisement entre mère et fils, la Z.R.G. du spermatozoïde B_1 comprend, parmi ses sites actifs, ceux de l'ovule A_0 de sorte que la première étape ne peut pas se dérouler normalement. Par contre, la zone spermatique pourra interagir à la deuxième étape avec les sites inactifs du génome femelle.

Selon ces considérations, il apparaît que la fusion entre deux gamètes apparentés F.S. ou M.F. devrait entraîner un blocage des premiers processus cellulaires et un arrêt du dé-

veloppement embryonnaire. Or, une lignée soumise à des croisements entre frère et soeur ne disparaît pas dès la première génération consanguine. Dans les espèces les plus sensibles, chez les Gallinacés par exemple, la souche n'est éliminée qu'à la troisième génération (BOESIGER, 1969 ; COLE, HALPIN, 1922, DUNN, 1923). Des mécanismes provoquant des changements d'état des S.R.G., lors des duplications de l'ADN pendant les divisions méiotiques, sont indispensables pour expliquer ces résultats. Le maintien des différentes lignées serait alors assuré par des individus capables de résister, au moins partiellement, à l'inbreeding. Les légères diminutions, par rapport au témoin, du pourcentage d'émergence et de la fécondité des descendants du croisement M.F., s'expliqueraient ainsi en considérant que la résistance à la première étape ne serait pas totale et, les insuffisances métaboliques ainsi créées pourraient se répercuter au niveau de la mortalité larvo-nympheale ; ces insuffisances ne seraient cependant pas assez importantes pour modifier la fécondité et la mortalité des individus adultes consanguins, d'une manière semblable à celle observée avec les croisements F.S. et P.F.

D'autres hypothèses concernant des interactions au niveau génome-cytoplasme, cytoplasme-cytoplasme, ou faisant intervenir des systèmes d'hérédité cytoplasmique, ont aussi été testées pour rendre compte de nos résultats. Il est apparu que seule une théorie basée sur des modifications, au niveau chromosomique, semble capable d'expliquer, de façon unitaire, les données fournies par les croisements entre parent et enfant. Ceci n'élimine évidemment pas toute autre explication théorique.

2.2. CRITIQUES DE LA THEORIE

2.2.1. Inbreeding et développement normal

Selon les idées développées précédemment, il apparaît que l'inbreeding ne nécessite pas l'apport de processus nouveaux. Ainsi, un individu de la génération parentale, s'il résulte d'un croisement entre deux parents de la souche sauvage dont les S.R.G. sont dans le même état, présentera une dégénérescence semblable à celle que l'on peut observer après croisement entre apparentés.

La consanguinité ne provoquerait pas l'apparition de malformations nouvelles mais simplement une augmentation du nombre d'anomalies qui peuvent se manifester chez des individus normaux. On se trouverait alors en face d'un phénomène qui correspondrait à une modification quantitative, plutôt que qualitative, d'un processus qui existe chez les individus non consanguins.

2.2.2. Problème de la lignée germinale

Au cours du développement de l'oeuf puis de l'embryon, les deux lots chromosomiques d'origines maternelle et paternelle interagissent et se transforment mutuellement. Pour que ces modifications de structure se retrouvent chez les gamètes, il faut que les cellules de la lignée germinale suivent la même évolution que les cellules somatiques. Or, dans certains cas, notamment chez les Nématodes (BOVERI, 1889), les Chironomides (BAUER et BEERMANN, 1952), les Cecidomyides (KAHLE, 1908), les Sciaridés (METZ, 1938), les Coccidés (ROYER, 1971), la ségrégation germinale semble se faire très tôt, dès les premières divisions cellulaires et même, selon ROYER, au moment de la fécondation.

Ceci nous amène à penser, dans le cas où l'inbreeding aurait effectivement une action chez ces espèces, que les deux étapes préconisées et dont dépendrait le développement de l'organisme, pourraient avoir lieu simultanément ; seuls leurs effets seraient dissociés dans le temps.

Il est aussi permis de supposer que la structure des Z.R.G. des cellules souches de la lignée germinale pourrait rester inchangée pour chaque lot chromosomique, de sorte que ces espèces devraient donner des gamètes présentant des configurations particulières de leurs Z.R.G. Ainsi, la réaction à l'inbreeding devrait différer de celle observée chez la *Drosophila*.

Ces espèces possèdent le plus souvent un mode de reproduction caractéristique. Il serait alors intéressant de rechercher les relations pouvant exister entre les réactions à l'inbreeding et le mode de reproduction.

2.2.3. Résistance. Variabilité.

Des remaniements chromosomiques tels des erreurs de duplication, des recombinaisons, des mutations s'opposeraient au processus de reconnaissance entre les gamètes en modifiant la structure des Z.R.G.. Ces mécanismes ne doivent pas se manifester avec la même efficacité chez tous les individus de sorte qu'une sélection doit être réalisée en faveur d'une résistance à l'inbreeding.

Ainsi, les effets de la consanguinité doivent être plus modérés au fur et à mesure des générations pour finalement atteindre un palier plus ou moins stable pour lequel une nou-

velle augmentation de la consanguinité ne provoquera aucune altération (HYDE, 1924). La limite obtenue pourrait, dans certains cas, correspondre à une sélection d'individus complètement résistants ; c'est peut-être le cas des lignées de rats ou de souris de laboratoire sur lesquelles la consanguinité n'a pas d'action très nette (KING, 1918 ; VAN OORTMERSSEN, 1970). De tels mécanismes pourraient rendre compte de la variabilité dans les réponses à l'inbreeding observées chez des espèces différentes ou pour des souches géographiquement distinctes d'une même espèce.

Dans nos expériences, les adultes obtenus après croisement entre apparentés F.S. et P.F. présentent une dégénérescence générale. La résistance ne serait donc pas totale et conduirait à des imagos dont les possibilités de régulation seraient plus ou moins diminuées selon leur pouvoir d'adaptation à un accroissement de la consanguinité. Il existerait ainsi plusieurs degrés dans l'importance de la dépression. Ceci expliquerait, d'une manière simple l'augmentation de la variabilité observée au niveau de l'ensemble des caractères des organismes consanguins. Une étude par individu devrait nous renseigner sur la possibilité ou non de sélectionner rapidement une souche complètement résistante.

Ces mécanismes de résistance doivent jouer un rôle important dans les populations naturelles. Ainsi, si l'effectif d'une population devient petit, cette population va se trouver soumise à des conditions de consanguinité. Les individus sensibles vont disparaître et seuls ceux capables de résister vont subsister et reformer petit à petit une nouvelle population sur laquelle un accroissement nouveau de la consanguinité n'aura plus d'effet néfaste.

2.2.4. Relation avec l'hétérosis

Selon la théorie proposée, un développement normal nécessite la fusion entre deux gamètes dont les S.R.G. à l'état activé sont différents ; plus le nombre de ces sites actifs est important, plus la valeur adaptative des individus est élevée.

Ainsi, si on établit des lignées consanguines, celles-ci posséderont de nombreux sites caractéristiques de la lignée, à l'état activé. Les descendants obtenus après croisement entre ces lignées pourront manifester, selon l'importance du nombre de sites communs, un hétérosis ou une dépression (Figure 16).

Le croisement entre les lignées devrait augmenter le nombre de sites actifs des gamètes des hybrides. La nouvelle génération qui en dériverait présenterait alors une dégénérescence importante.

Ces considérations rendent compte des résultats variables de l'hétérosis qui dépendent ainsi des souches inbred utilisées.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Les effets de la consanguinité sont visibles, dès la première génération consanguine, au niveau des caractères physiologiques liés à la viabilité d'un organisme.

Les résultats divergents obtenus au niveau de la fertilité des oeufs et des autres caractéristiques des imagos montrent la nécessité des études menées simultanément sur un grand nombre de caractères. Les différences observées entre les trois croisements frère $\times$ soeur, père $\times$ fille et mère $\times$ fils, qui conduisent à la même valeur théorique du coefficient de consanguinité calculé d'après des hypothèses mendéliennes, mettent en doute la validité au niveau biologique de ce coefficient et nous ont suggéré l'établissement d'une interprétation chromosomique de l'inbreeding basée sur des interactions entre les deux lots gamétiques du génome.

Une analyse mathématique simple de ces interactions, actuellement en cours d'étude, aboutit à la conclusion que la consanguinité aurait un effet important lors de la première génération ; cet effet diminuerait graduellement et deviendrait nul après cinq à dix générations. Certaines valeurs des paramètres du modèle permettent de conclure à l'existence même d'un effet favorable de l'inbreeding. Ces résultats théoriques sont en accord avec les expériences de KING (1918), WRIGHT (1922), WRIGHT et EATON (1929) qui rapportent l'existence chez certaines femelles de rat d'un "inbred minimum" obtenu au bout d'environ dix générations et qui correspond à une stabilité des lignées qui se maintiennent à un niveau constant malgré des croisements consanguins. LEGAY (1971) obtient des résultats semblables chez le Ver à soie. Une telle explication n'a pas la prétention de remplacer les théories existant actuellement sur l'inbreeding et qui font intervenir des processus qui doivent effectivement jouer un rôle chez les organismes consanguins ; mais il faut bien constater que ces théories sont inadéquates pour rendre compte de nos résultats expérimentaux.

Nos hypothèses semblent intéressantes car elles donnent une explication satisfaisante de l'ensemble des données bibliographiques, elles peuvent permettre de prévoir les effets d'un croisement consanguin précis, elles fournissent des idées sur le phénomène complexe de l'hétérosis, elles laissent entrevoir la possibilité, soit par la sélection d'une souche insensible à l'inbreeding, soit en perturbant par le jeûne ou les irradiations X les processus gamétiques, de limiter les effets néfastes des croisements consanguins. Ces considérations ouvriront peut-être le chemin vers une recherche basée sur des applications économiques possibles et souhaitables.

B I B L I O G R A P H I E

- BAUER H., BEERMANN W., 1952. Die polytanie der Kieselchromosomen. *Chromosoma*, 4, 630-648.
- BLANCO J., 1949. Meiotic abnormalities in relation to inbreeding. Proc. 8th. Int. Cong. Gen. *Hereditas* (sup.), 538-539.
- BLANCO J., GARCIA M., 1954. Crossing-over reduction in the X-chromosome of inbred lines of *Drosophila melanogaster*. Proc. 9th. Int. Cong. Gen. *Caryologia* (sup.), 6, 776-778.
- BOESIGER E., 1969. Effets de la consanguinité sur la caille japonaise. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 103, 285-304.
- BOVERI Th., 1887. Ueber Differenzierung der Zellkerne während der Furchung des Eies von *Ascaris megalocephala*. *Anat. Anz.*, 2, 688-693.
- BOWLER K., HOLLINGWORTH M.J., 1965. The effect of inbreeding on temperature acclimatization in *Drosophila subobscura*. *Genet. Res.*, Camb. 6, 1-12.
- BRACHET J., 1960. The biochemistry of development. Pergamon Press, London, Oxford, New York, Paris.
- BRINGS R., KING T.J., 1957. Changes in the nuclei of differentiating endoderm cells as revealed by nuclear transplantation. *J. Morphol.*, 100, 269-312.
- CASTLE W.E., CARPENTER F.W., 1906. The effect of inbreeding, crossbreeding and selection upon the fertility and variability of *Drosophila*. *Proc. Amer. Acad. Arts and Sci.*, 41, 729-786.
- CHETVERIKOV S.S., 1926. Sur certains aspects du processus évolutif du point de vue de la génétique moderne (en russe). *J. Exp. Biol.*, 2, 3, 54.
- COLE L.J., HALPIN J.G., 1922. Results of height years of inbreeding of Rhode Island Red fowls. *Anat. Rec.*, 23, 97.
- DAVID J., 1959. Etude quantitative du développement de la *Drosophila* élevée en milieu axénique. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 93, 472-505.
- DAVID J., 1961. Etude quantitative du fonctionnement ovarien chez *Drosophila melanogaster*. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 95, 521-535.
- DAVID J., CROISSANT J., 1956. Recherches sur la fécondité et la fertilité chez *Drosophila melanogaster* Meigen. *Ann. Univ. Lyon*, Section C, 9, 73-128.
- DI BERNARDINO M.A., HOFFNER N., 1970. Origine of chromosomal abnormalities in nuclear transplants. A reevaluation of nuclear differentiation and nuclear equivalence in Amphibians. *Rev. Biol.*, 23, 185-209.
- DOBZHANSKY Th., PAVLOVSKY O., 1966. Spontaneous origin of an excipient species in the *Drosophila paulistorum* complex. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 55, 727-733.
- DOBZHANSKY Th., BOESIGER E., 1968. Essais sur l'évolution. Masson et Cie. Paris.
- DOBZHANSKY Th., SPASSKY B., TIDWELL T., 1963. Genetics of natural populations. XXXII Inbreeding and the mutational and balanced genetic loads in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics*, 48, 361-373.
- DUNN L.C., 1928. The effect of inbreeding and cross breeding on fowls. Inter. Kongr. Vererbungsw. Berlin., 1, 609-617.
- FISCHER R.H., 1949. The theory of inbreeding. Oliver and Boyd. Edinburg.
- GOWEN J.W., JOHNSON L.E., 1946. Metabolic capacity of different races of *Drosophila melanogaster* for egg production. *Am. Nat.*, 80, 149-179.
- HALDANE J.B.S., 1954. The biochemistry of genetics. London.
- HARDWICH D.F., 1965. The corn earworm complex. *Memoirs entomol. Soc. Canada.*, 40, 39-42.

- HOENIGSBERG H.F., CASTIGLIONI M.C., 1958. Biochemical differences between inbred and outbred lines of *Drosophila melanogaster* studied by paper partition chromatography. *Nature*, **181**, 1404.
- HOLLINGWORTH M.J., MAYNARD SMITH J., 1955. The effect of inbreeding on rate of development and on fertility in *Drosophila subobscura*. *J. Genetics*, **53**, 295-314.
- HYDE R.P., 1914. Fertility and sterility in *Drosophila ampelophila*. *J. Exp. Zool.*, **17**, 141-211, 344-372.
- HYDE R.P., 1924. Inbreeding outbreeding and selection with *Drosophila*. *J. Exp. Zool.*, **40**, 181-213.
- JONES D.F., 1917. Dominance of linked factors as a mean of accounting for heterosis. *Genetics*, **2**, 466-479.
- KIDWELL J.F., KIDWELL M.M., 1966. The effects of inbreeding on body weight and abdominal chaeta number in *Drosophila melanogaster*. *Canad. J. Genet. Cytol.*, **8**, 207-215.
- KING H.D., 1918. Studies on inbreeding. *J. Exp. Zool.*, **26**, 3-54.
- KING J.C., 1969. Differences in levels of xanthine deshydrogenase activity between inbred and outbred strains of *Drosophila melanogaster*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **64**, 891-896.
- LAMN R., 1936. Cytological studies in inbred rye. *Hereditas*, **22**, 217-240.
- LEGAY J.M., 1971. Effets de la consanguinité sur deux caractères quantitatifs chez le Ver à soie. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **34**, 487-495.
- LERNER J.M., 1954. Genetics homeostasis. Oliver and Boyd, Edinburg.
- LINTS F.A., LINTS C.V., 1966. Influence of preimaginal environment on fecundity and ageing in *Drosophila melanogaster* hybrids. I. Preimaginal population density. *Exp. Geront.*, **4**, 231-244.
- LINTS F.A., 1968. Respiration in wild, inbred and hybrid *Drosophila melanogaster* imagos. *Proc. 12 th Int. Congr. Genet. Tokyo*, **1**, 236.
- LINTS F.A., LINTS C.V., 1965. Depression, heterosis and carry-over effects after many generations of inbreeding with *Drosophila melanogaster*. *Genetica*, **36**, 183-207.
- Mc MILLAN I., FITZ-EARLE M., ROBSON D.S., 1970. Quantitative genetics of fertility. I. Lifetime egg production of *Drosophila melanogaster* - Theoretical. *Genetics*, **65**, 349-353.
- Mc MILLAN I., FITZ-EARLE M., BUTLER L., ROBSON D.S., 1970. Quantitative genetics of fertility. II. Lifetime egg production of *Drosophila melanogaster* - Experimental. *Genetics*, **65**, 355-369.
- MALECOT G., 1948. Les mathématiques de l'hérédité. Masson, Paris.
- MALOGOLOWSKIN-COHEN C.H., LEVENE H., DOBZHANSKY N.P., SOLIMA-SIMMONS A., 1964. Inbreeding and the mutational and balanced loads in natural populations of *Drosophila willistoni*. *Genetics*, **50**, 1299-1311.
- METTLER L.E., GREGG T.G., 1969. Populations genetic and evolution. Foundation of modern genetics series.
- METZ C.W., 1938. Chromosome behavior inheritance and sex determination in sciara. *Amer. Nat.*, **72**, 485-520.
- MULLER H.J., 1950. Our load of mutations. *Amer. J. Human Genetics*, **2**, 111.
- NARAIN P., 1962. Effect of age of female on the rate of egg production in *Drosophila melanogaster*. *Drosophila Inform. Serv.*, **36**, 96.
- OORTMERSEN G.A., VAN., 1970. Biological significance, genetics and evolutionary origin of variability in behaviour within and between inbred strains of Mice. *Behaviour*, **XXXVIII**, **1**, 1-92.
- PEARL R., PARKER S.L., 1924. Experimental studies of the duration of life. *Am. Nat.*, **58**, 193-218.
- PETIT C., 1963. The genetic structure of experimental populations. *Genetics today*, **1**, 9.
- POMEROY S., 1970. Concurrent inbreeding and selection in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics*, **65**, 133-143.

- RASMUSSEN M., 1949. Inbreeding and selection on quantitative characters in *Drosophila*. Proc. 8 th Int. Congr. Genet. Stockholm, 646-647.
- RASMUSSEN M., 1951. Variation in inbred lines of *Drosophila melanogaster*. *Hereditas*, 37, 561-563.
- ROBERTSON F.W., SANG J.H., 1944 a. The ecological determinants of population growth in a *Drosophila* culture. I. Fecundity of adult flies. *Proc. Roy. Soc. B.*, 132, 258-277.
- ROYER M., 1971. Présence de cellules haploïdes parmi les blastomères diploïdes de l'embryon d'*Icerya purchasi* Mask. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 272, 3344-3347.
- SHULL A.F., 1912. The influence of inbreeding on vigor in *Hydratina senta*. *Biol. Bull.*, 24, 1-14.
- WADDINGTON C.H., 1939. An introduction to Modern Genetics. New York : The Mac Millan Co.
- WRIGHT S., 1921. Systems of mating. *Genetics*, 6, 111-178.
- WRIGHT S., 1922. The effects of Inbreeding and crossbreeding on *Guinea Pigs*. I. Decline in vigour. II. Differentiation among inbred families. *U.S. Dept. Agr. Tech. Bull.*, 1090, 65.
- WRIGHT S., EATON O.N., 1929. The persistence of differentiation among inbred families of guinea-pigs. *U.S. Dept. Agr. Tech. Bull.*, 103, 45.
- ZECEVIC L.M., 1960. Cytogenetic study of inbred lines of maize. I. Chiasma frequency at diplotene. *Instit. Biol. Beograd ; Recueil des travaux*, 4, 1-32.

F I G U R E S

HORS-TEXTE

TABLEAU 1_A

Souche Varces : Fertilité des femelles de la génération F₁,
croisées avec des mâles apparentés (frères, pères ou fils):
étude du pourcentage d'éclosion des oeufs et de la fréquence
d'émergence des imagos.

A ₁	TYPE DE CROISEMENT	PARENTAL P _o				TOTAL	FRERES-SOEURS				F.S.	TOTAL	PERES-FILLES P.F			TOTAL
SOUCHES VARCES	Nombre d'oeufs repiqués	390	124	240	285	1039	263	270	300	401	1234	252	294	298	844	
	Nombre d'oeufs éclos	357	116	226	264	963	233	240	257	355	1085	238	274	276	788	
	Nombre d'imagos	328	110	213	251	902	190	187	204	292	873	185	210	215	610	
	oeufs éclos oeufs repiqués ×100	91,8	96,6	94,1	92,6	92,6	88,5	88,8	85,6	88,5	87,9	94,4	93,1	92,6	93,3	
	adultes oeufs éclos × 100	91,8	94,8	94,2	95,0	93,6	81,5	77,9	79,4	82,2	80,4	77,7	76,6	77,9	77,4	
	adultes oeufs repiqués ×100	84,1	91,6	88,7	88,0	86,8	72,2	69,2	68,0	72,8	70,7	73,4	71,4	72,1	72,2	
	sex.ratio ($\frac{\sigma}{\phi}$)	1,07	1,15	1,03	0,92	1,04	1,28	1,10	0,98	0,82	1,04	0,94	0,89	1,03	0,95	

A ₂	TYPE DE CROISEMENT	MERES-FILS M.F.								TOTAL	
		T	MF	T	MF	T	MF	T	MF	T	MF
	Nombre d'oeufs repiqués	180	215	406	470	300	331	886	1016		
	Nombre d'oeufs éclos	162	173	379	390	272	273	813	836		
	Nombre d'imagos	156	156	360	340	245	244	761	740		
	oeufs éclos oeufs repiqués $\times 100$	90,0	80,0	93,3	82,9	90,6	82,2	91,7	82,3		
	adultes oeufs éclos $\times 100$	96,2	90,0	94,9	87,1	90,1	89,7	93,6	88,5		
	adultes oeufs repiqués $\times 100$	87,0	72,0	88,6	72,3	81,6	73,7	85,8	72,8		
	sex.ratio ($\frac{\sigma}{\phi}$)	1,24	0,82	1,08	0,90	0,88	1,16	1,04	0,96		

TABLEAU 1B

Souche Algérie : Fertilité des femelles de la génération
parentale et de la génération F_1 après croisement
Frère×sœur

Pourcentage d'éclosion des oeufs et fréquence d'émergen-
ce des imagos

B	TYPE DE CROISEMENT	PARENTAL P ₀			TOTAL	FRERES× SOEURS			TOTAL
SOUCHE ALGERIE	Nombre d'oeufs repiqués	997	180	365	1542	300	330	300	930
	Nombre d'oeufs éclos	962	176	339	1477	285	312	283	880
	Nombre d'imagos	947	168	327	1442	173	291	272	836
	$\frac{\text{oeufs éclos}}{\text{oeufs repiqués}} \times 100$	96,5	97,2	92,8	95,7	95,0	94,5	94,33	95,0
	$\frac{\text{adultes}}{\text{oeufs éclos}} \times 100$	98,4	95,4	96,4	97,6	95,5	93,2	96,1	94,6
	$\frac{\text{adultes}}{\text{oeufs repiqués}} \times 100$	94,9	93,3	89,6	93,5	91,0	88,1	90,6	89,9
	sex.ratio $\left(\frac{\sigma}{\phi}\right)$	0,95	0,95	1,04	0,98	0,96	1,18	0,98	1,04

TABLEAU 5

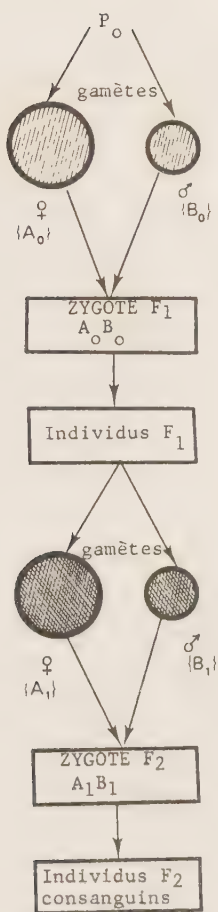
Caractéristiques des courbes de ponte des générations
parentales et consanguines des deux souches Varces et
Algérie

SOUCHE VARCES	TEMOINS	F.S.	P.F.	TEMOINS	M.F.
Ponte totale	1780±143	1415±581	1450±226	1830±211	1630±319
Date (jours) du maximum de ponte	5,6±0,5	5,5±0,6	5,4±1,0	5,7±0,8	5,6±1,1
Nombre d'oeufs pondus au maximum	85,0±3,9	76,3±8,9	77,9±9,9	84,6±7,5	87,0±18,7
Nombre de jours de ponte	37,7±3,1	35,7±8,9	37,6±5,6	40,8±8,8	38,4±4,2
Longévit� moyenne	34,0±1,7	29,9±4,7	29,8±4,7	33,5±3,3	30,8±6,9
Long�vit� m�diane	32,3±3,2	27,7±5,4	28,6±5,7	32,8±4,9	30,2±4,8

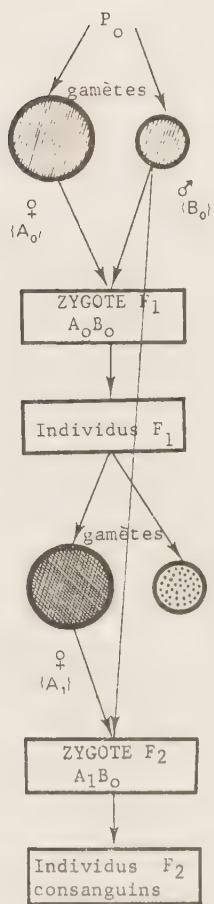
SOUCHE ALGERIE	TEMOINS	F.S.	P.F.	SURPOPULATION LARVAIRE	CHOC THERMIQUE
Ponte totale	1815±200	1400±133	1413±300	1447±329	1398±458
Date (jours) du maximum de ponte	4,9±0,4	4,2±0,8	4,6±0,7	5,2±0,3	4,6±0,7
Nombre d'oeufs pondus au maximum	83±4,3	74,8±8,9	72,0±11,7	62,0±12,3	64,0±19,1
Nombre de jours de ponte	36,8±3,9	36,3±6,7	35,0±8,3	53,2±8,5	45,6±14,9
Long�vit� moyenne	34,6±2,0	32,9±3,0	30,1±4,2	46,3±4,2	34,0±5,0
Long�vit� m�diane	31,7±4,0	31,0±5,7	27,8±4,4	42,8±5,1	31,0±5,5

FIGURE 1

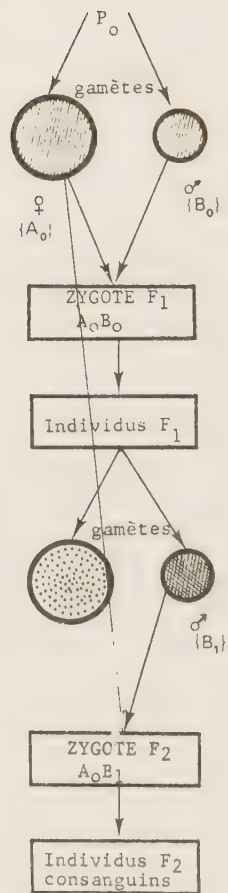
Représentation schématique des trois types
de croisements consanguins utilisés dans les expériences.



Frères-Soeurs (F.S.)



Pères-Filles (P.F.)



Mères-Fils (M.F.)

FIGURE 2

Souche Varcès : Production moyenne d'oeufs, par jour, pendant toute la vie des mouches des générations parentales (P_0 et F_1) et consanguines Frère×sœur et Père×fille

- population initiale
- ⊙ Génération F_1
- Génération consanguine Frère×sœur
- * Génération consanguine Père×fille

Production moyenne d'oeufs par jour

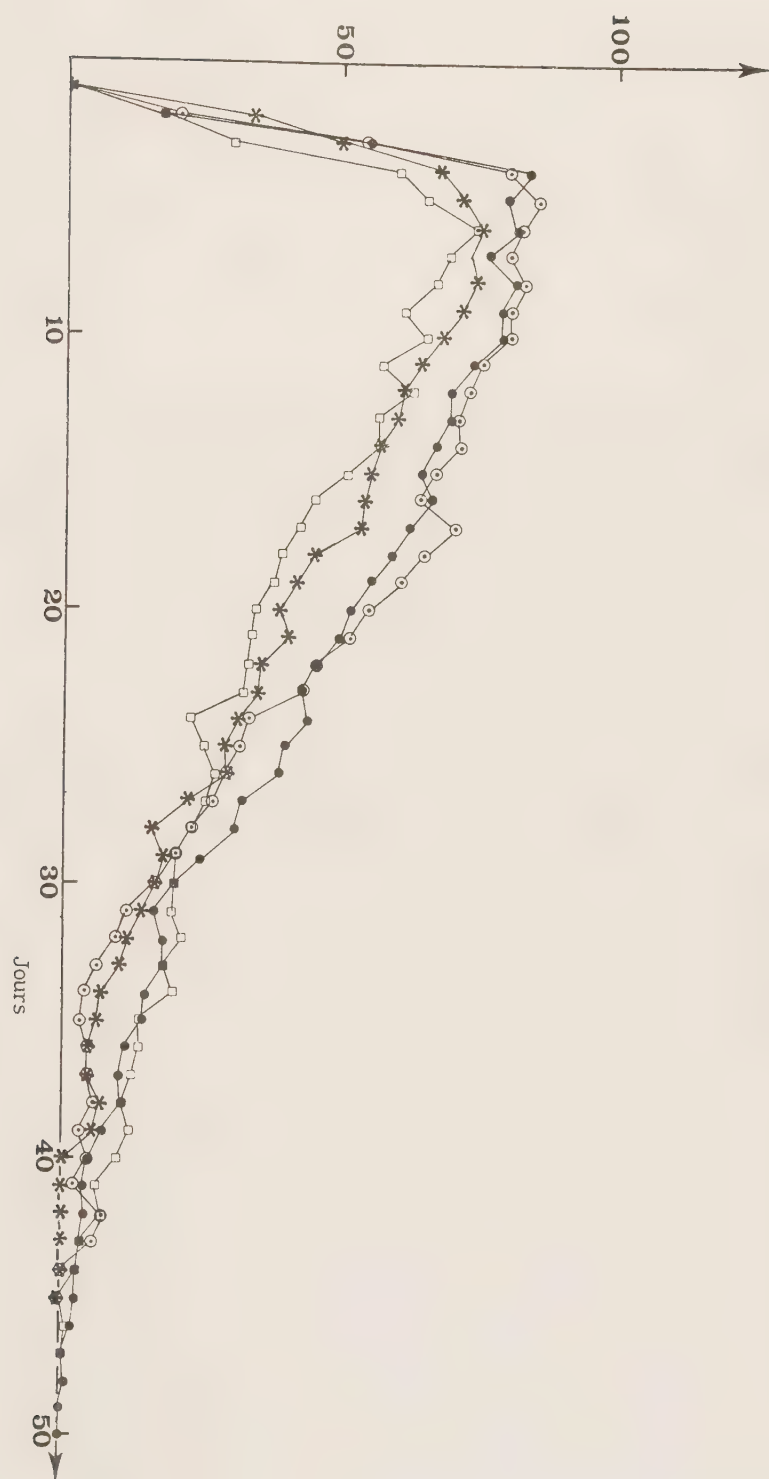


FIGURE 3

Souche Algérie : Production moyenne d'oeufs, par jour, pendant toute la vie des mouches des générations parentales (P_0 et F_1) et consanguines Frère×soeur et Père×fille

- population initiale
- ⊙ Génération F_1
- Génération consanguine Frère×soeur
- * Génération consanguine Père×fille

Production moyenne d'œufs



FIGURE 4

Souche Varces : Production cumulée moyenne d'oeufs
durant toute la vie des mouches des générations parentales
(P₀ et F₁) et consanguines Frère×soeur et Père×fille

- population initiale
- ⊙ génération F₁
- génération consanguine Frère×soeur
- * génération consanguine Père×fille

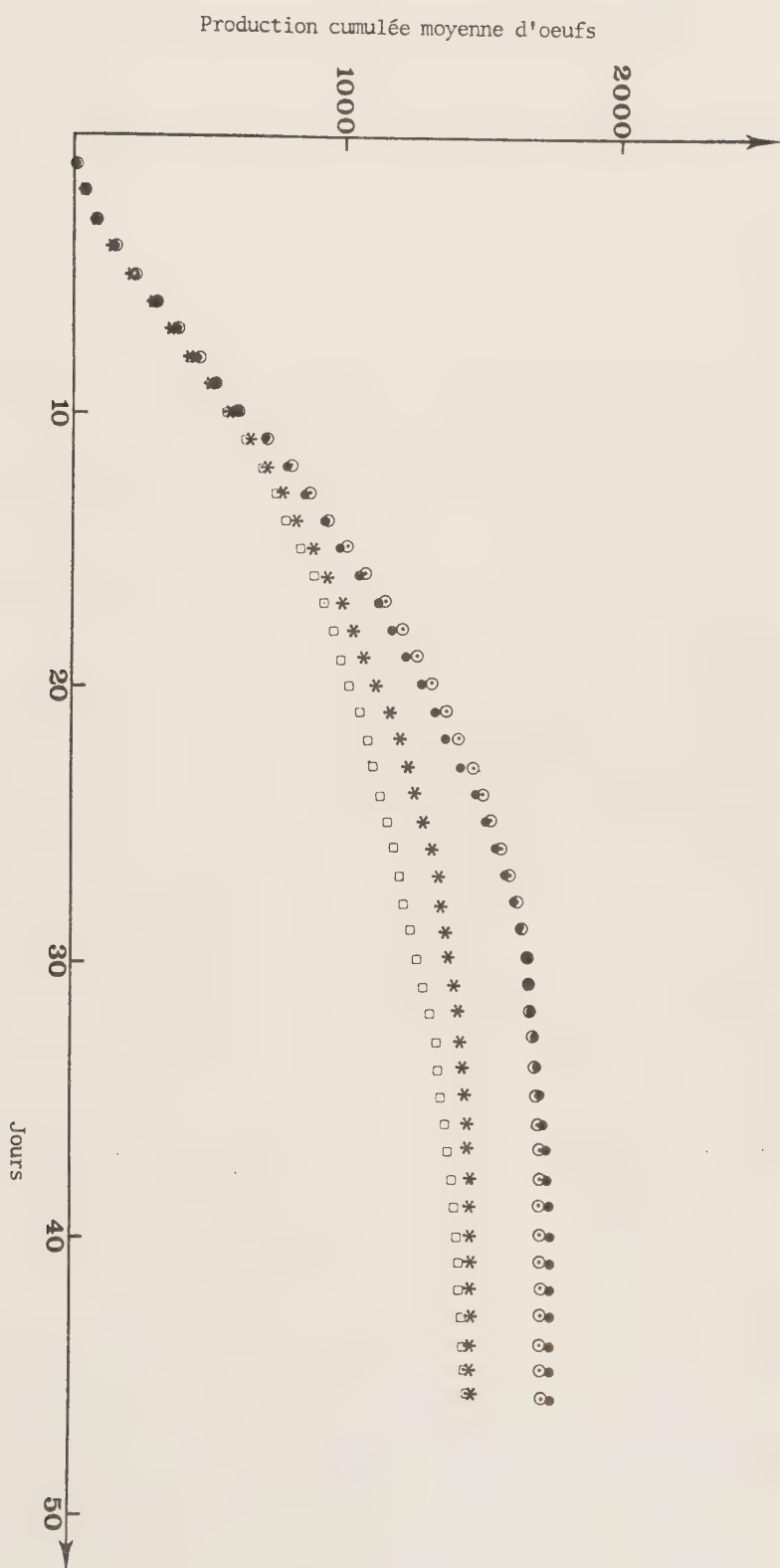


FIGURE 5

Souche Algérie : Production cumulée moyenne d'oeufs durant
toute la vie des mouches des générations parentales
(P₀ et F₁) et consanguines Frère×soeur et Père×fille

- population initiale
- génération F₁
- génération consanguine Frère×soeur
- * génération consanguine Père×fille

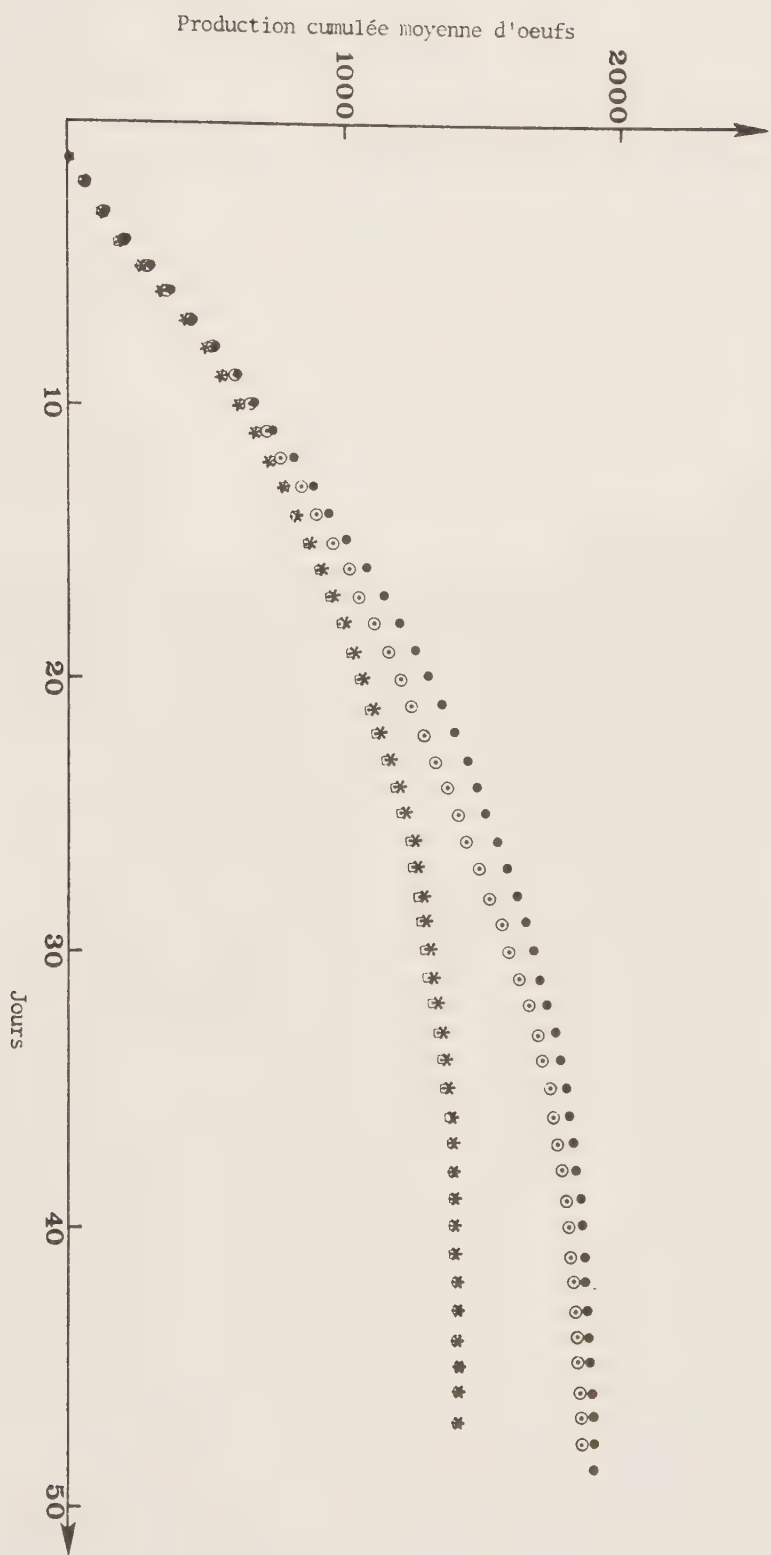


FIGURE 6

Souche Algérie : Courbes de ponte de la génération parentale après élevage dans des conditions de surpopulation larvaire et après une diminution temporaire de la température au deuxième jour de ponte

◉ surpopulation larvaire

• choc thermique (baisse de la température)

↓ moment d'application du choc thermique

Production moyenne d'oeufs par jour

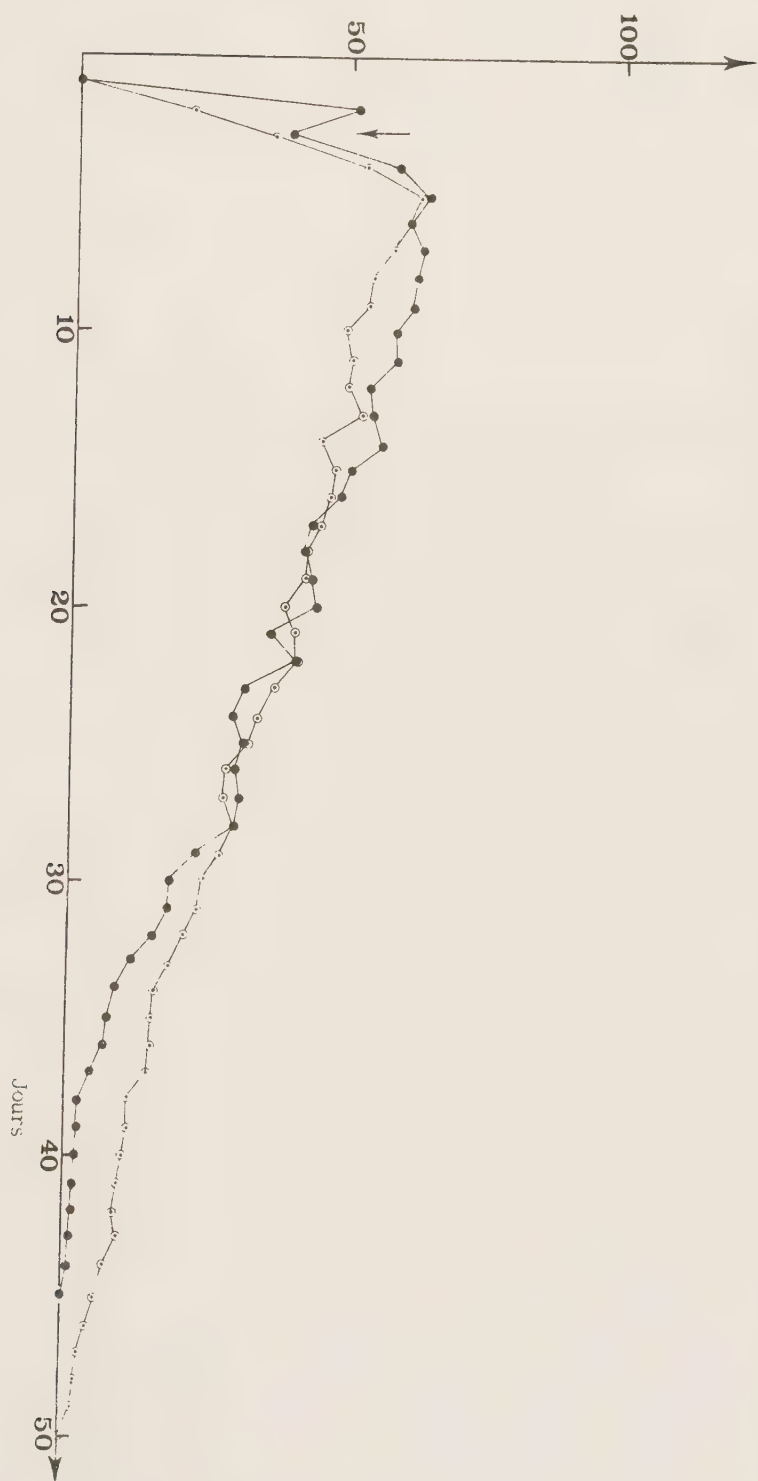


FIGURE 7

Productions moyennes cumulées d'oeufs à la génération
parentale de la souche Algérie

- après élevage dans des conditions de surpopulation larvaire
- après une baisse temporaire de la température au deuxième jour de ponte

◉ surpopulation larvaire

● choc thermique

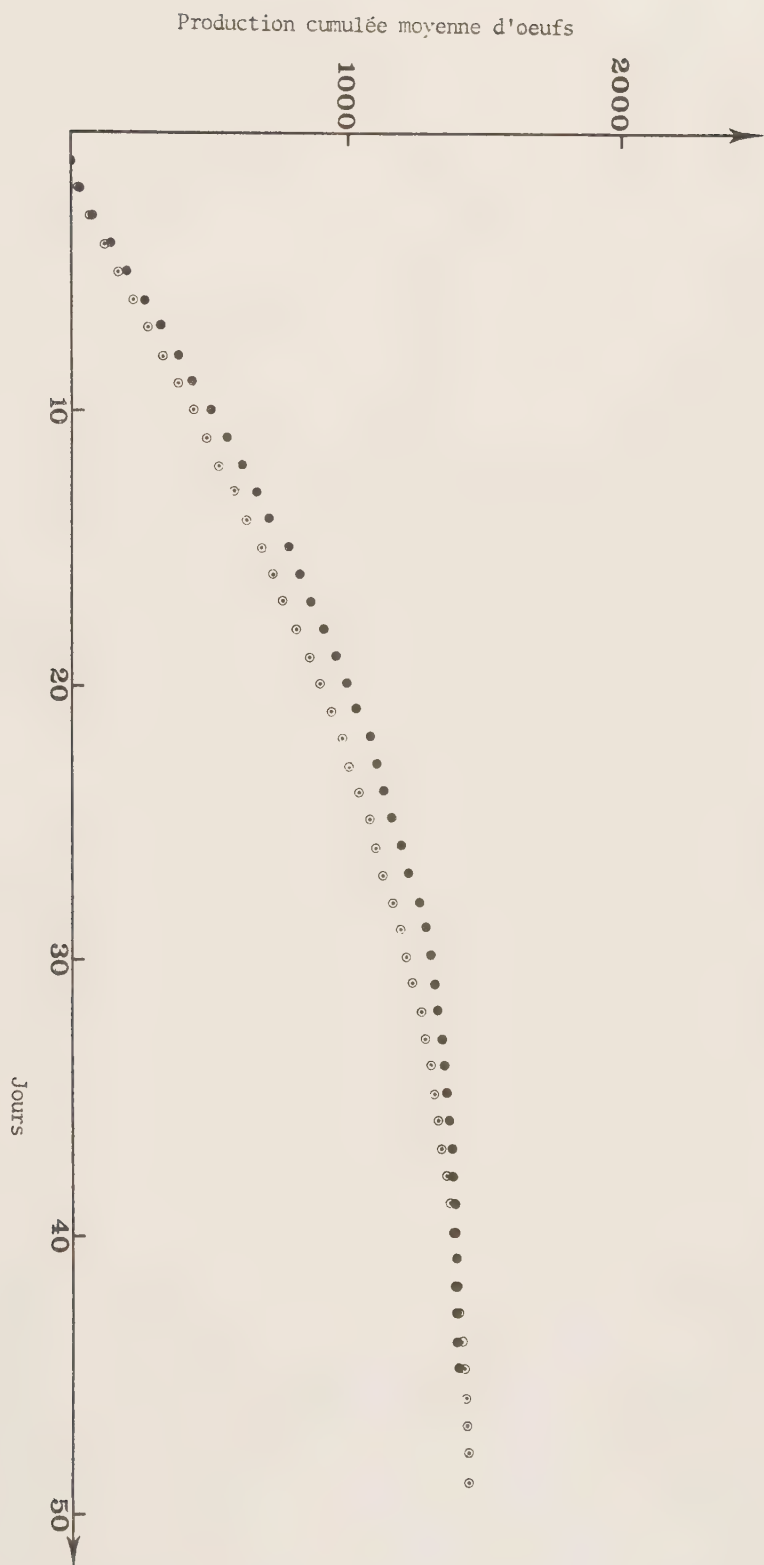


FIGURE 8

Souche Varcès : Production moyenne d'oeufs, par jour,
pendant toute la vie des mouches

- ◉ témoins descendant de femelles P_0 âgées de 15 jours
- consanguins descendant de couples Mère×fils

Production moyenne d'oeufs par jour

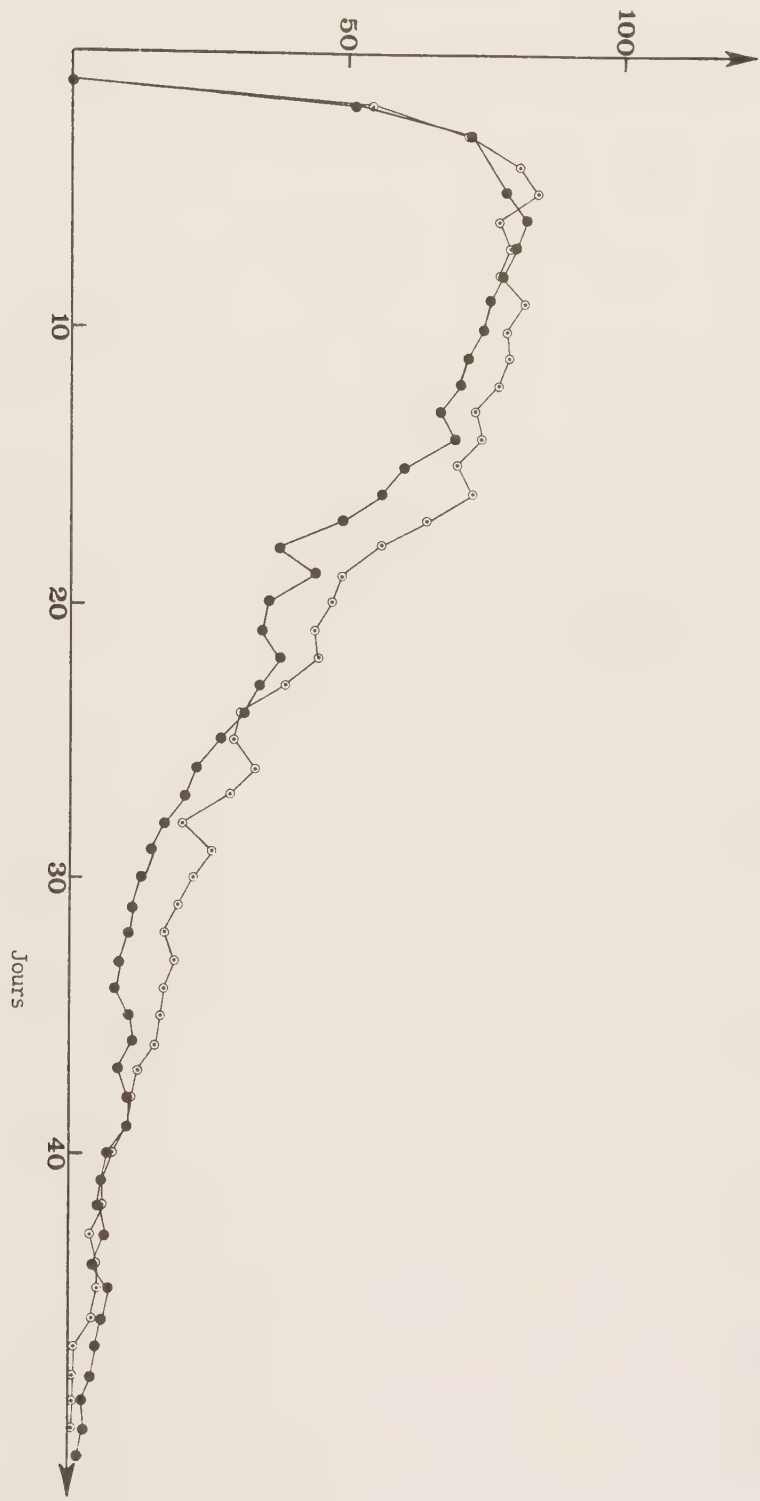


FIGURE 9

Souche Varcès : Production moyenne cumulée d'oeufs

- ◉ génération témoin descendant de femelles âgées de 15 jours
- génération consanguine descendant de couples Mère×fils

Production moyenne cumulée d'oeufs

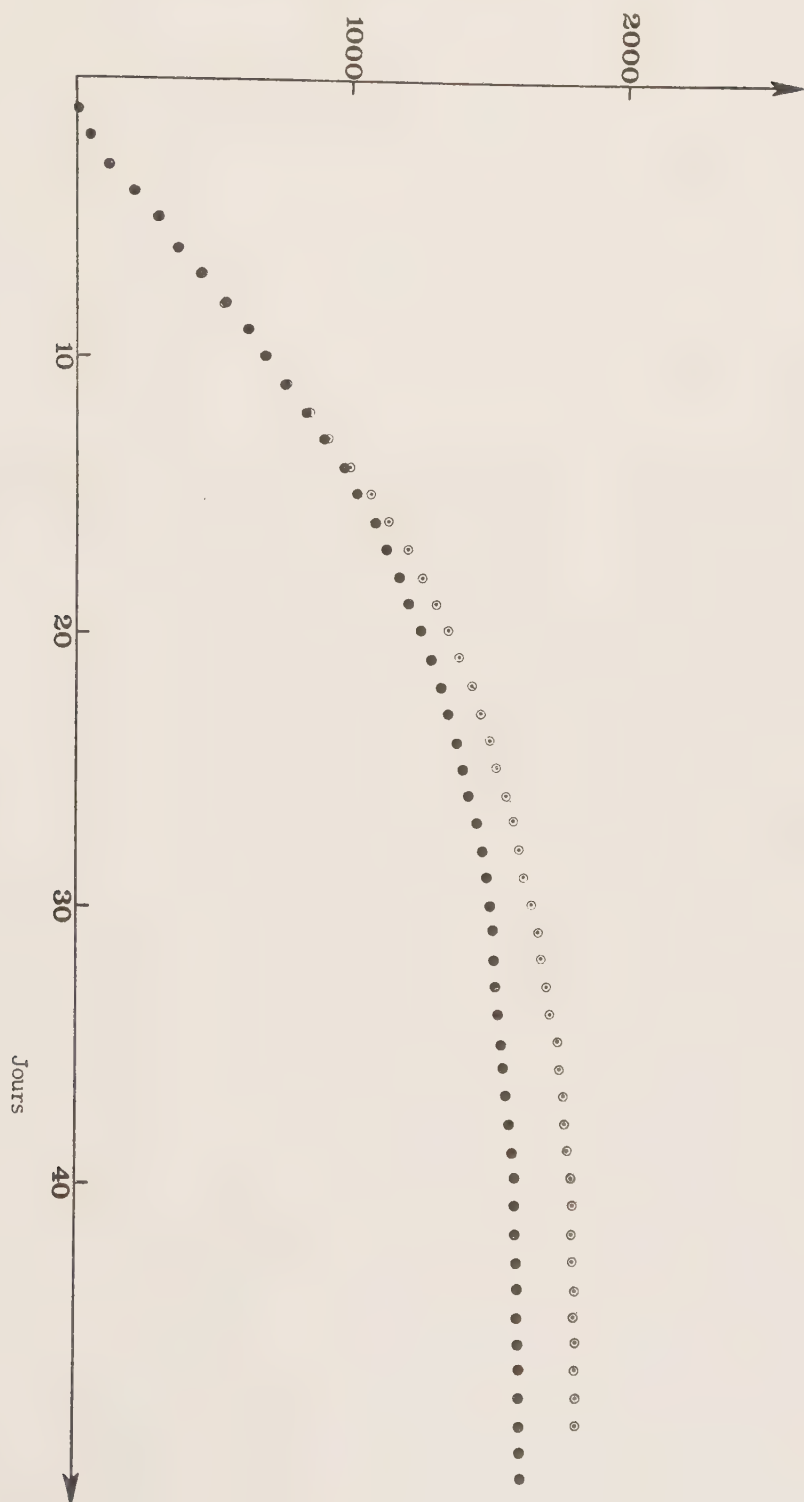


FIGURE 10

Souche Varces : Pourcentage de survivants pendant la durée totale
de vie des mouches des générations parentale et consanguines
Frère×soeur et Père×fille

- générations témoins P_0 et F_1
- génération Frère×soeur
- * génération Père×fille

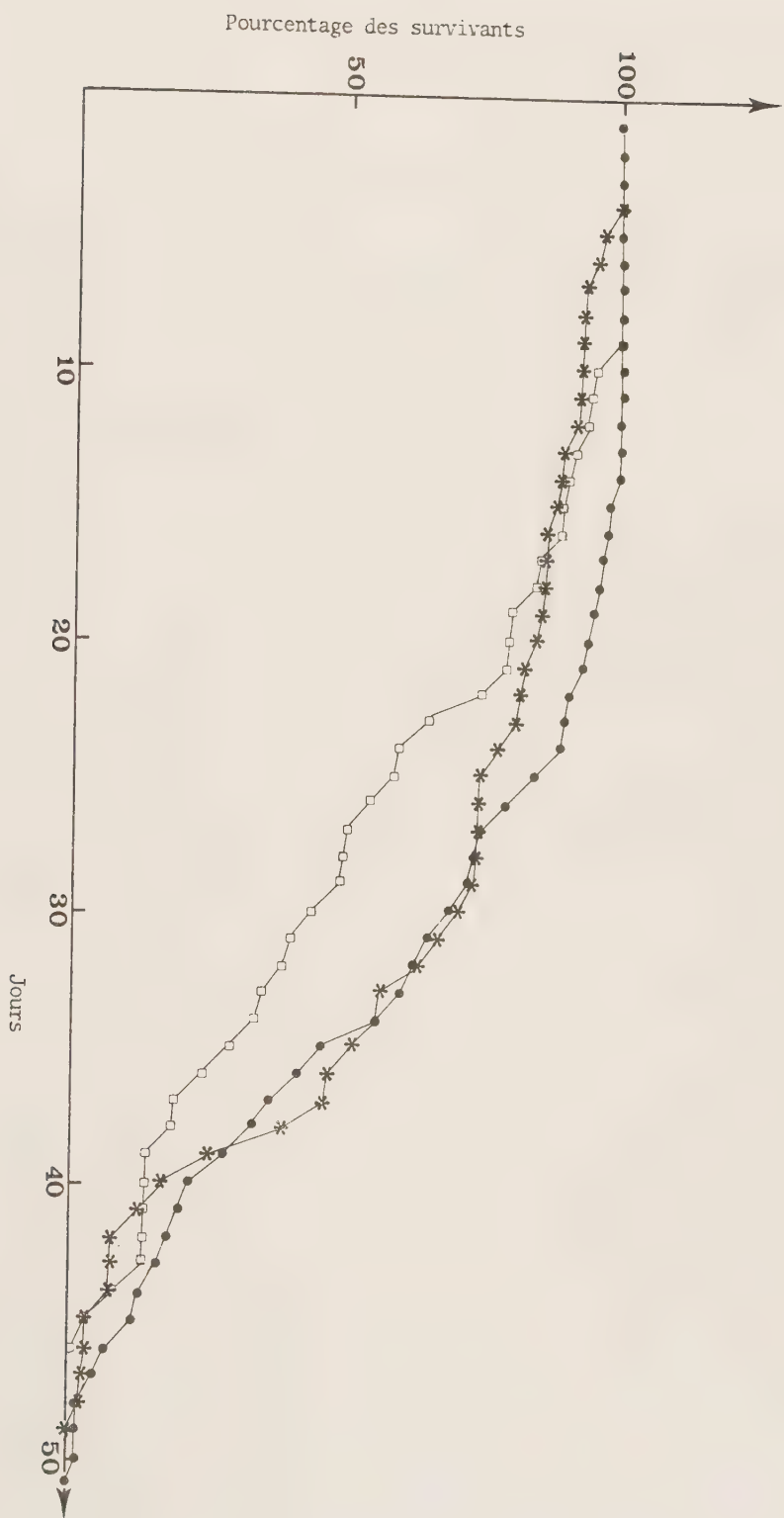


FIGURE 11

Souche Algérie : Pourcentage de survivants pendant la durée
totale de vie des mouches des générations parentale et con-
sanguines

Frère×soeur et Père×fille

- générations témoins P_0 et F_1
- génération Frère×soeur
- * génération Père×fille

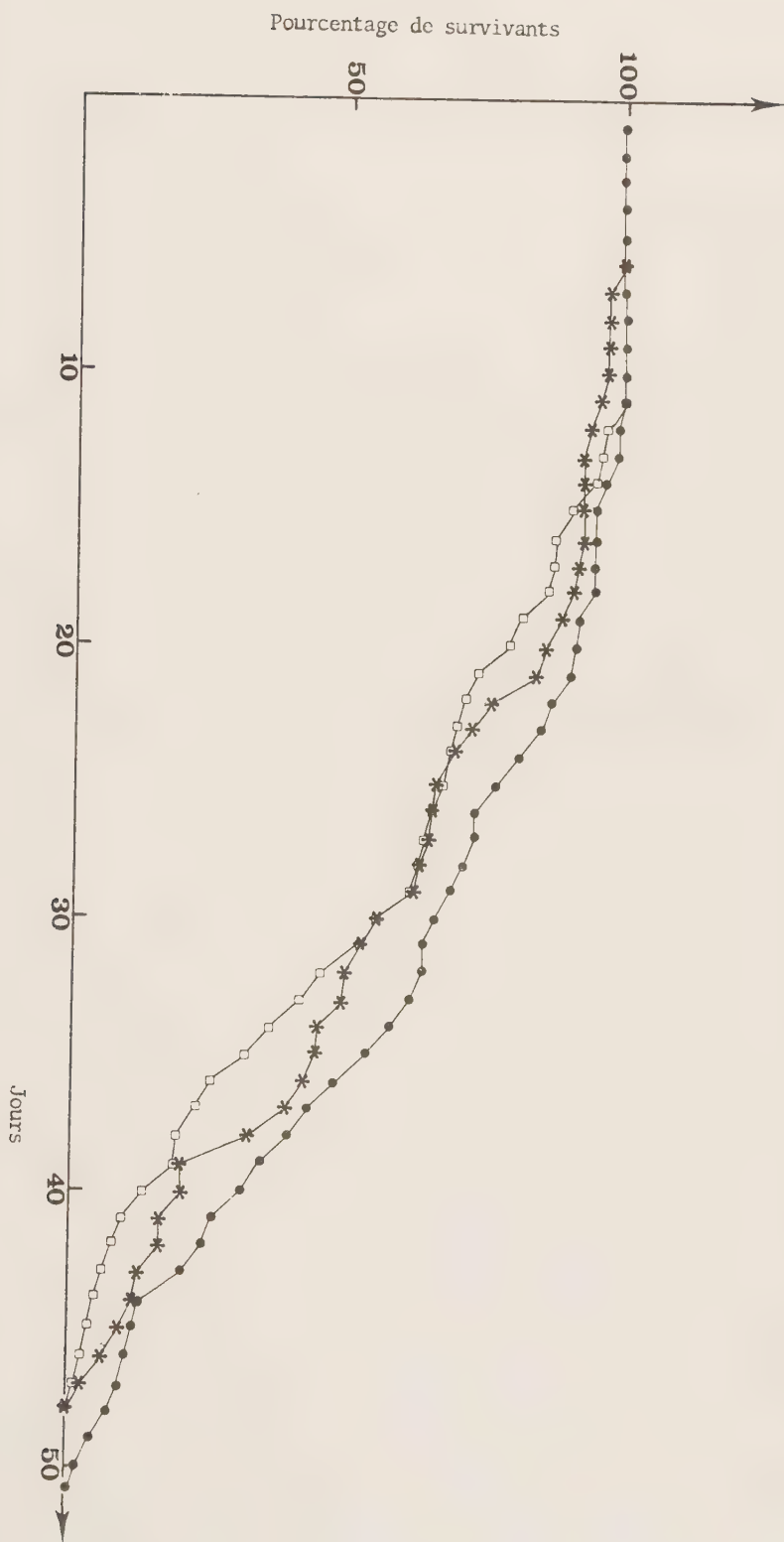


FIGURE 12

Souche Varcès : Pourcentage de survivants pendant la durée
totale de vie des mouches

- ◉ génération témoin descendant de femelles âgées de 15 jours
- génération consanguine descendant de couples Mère×fils

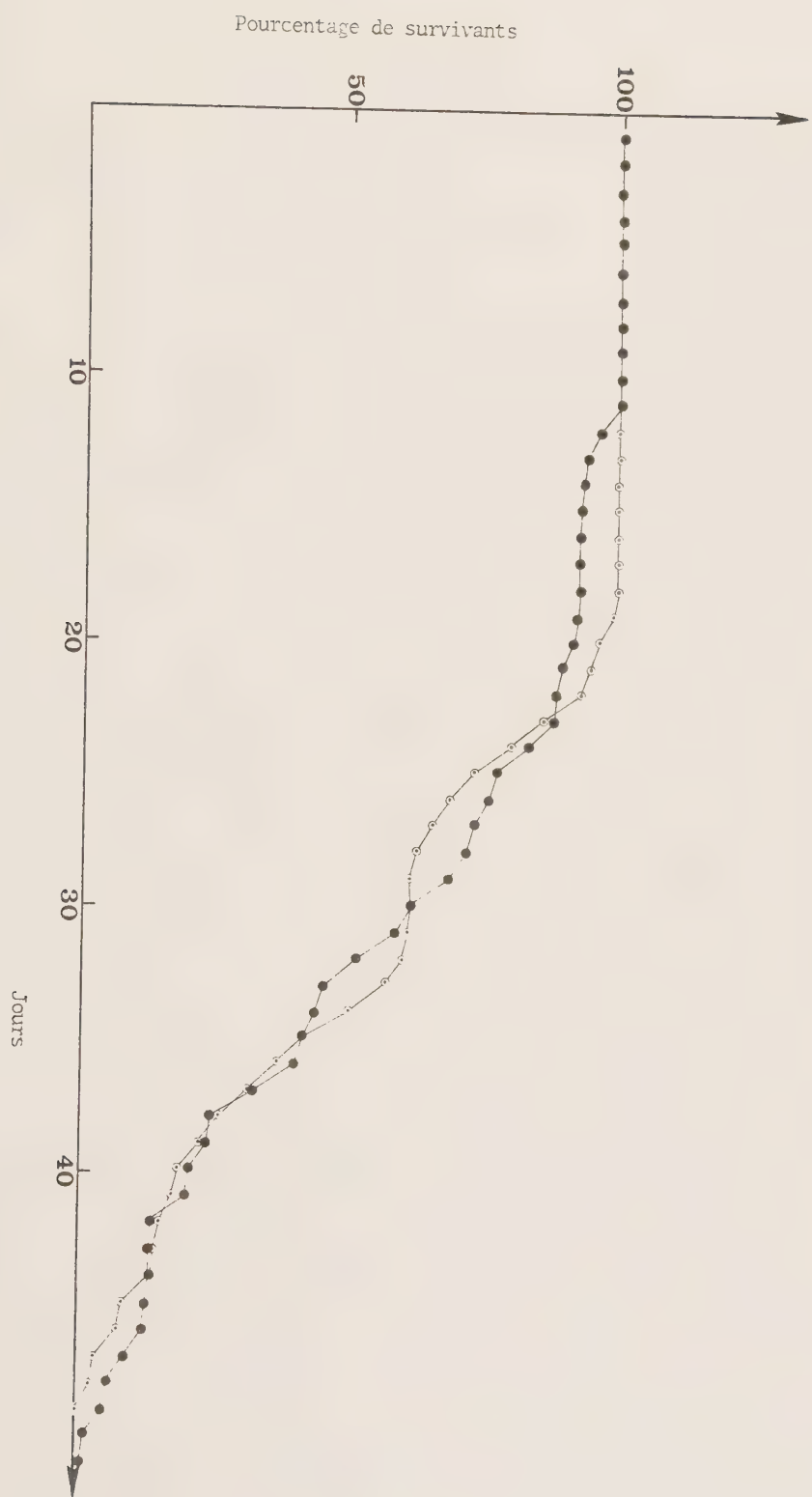


FIGURE 13

Résumé schématique de l'ensemble des résultats expérimentaux
obtenus avec les trois croisements

Mère×fils (M.F.), Frère×soeur (F.S.) et Père×fille (P.F.)

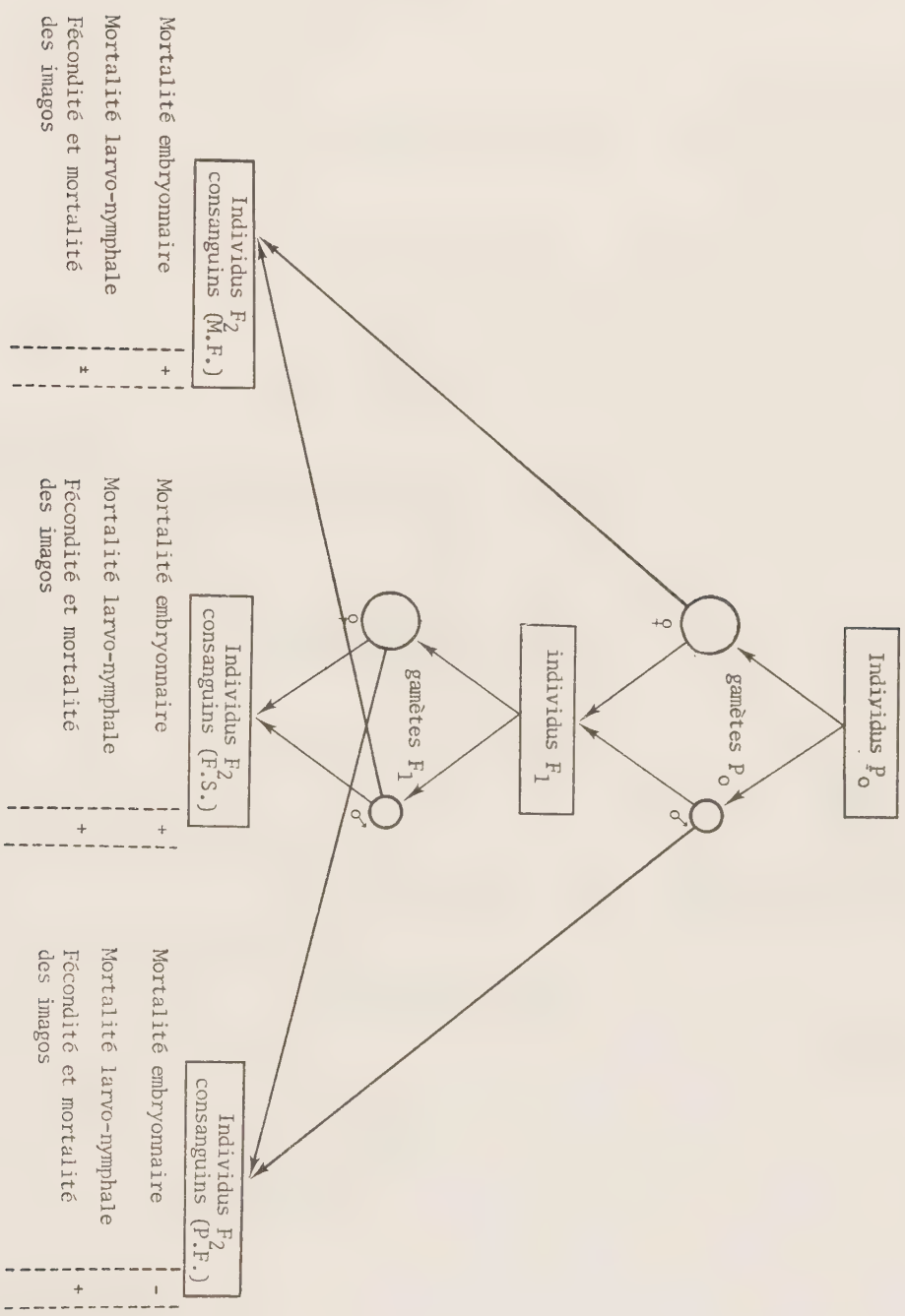


FIGURE 14

Evolution de la structure des zones de reconnaissance gamétique (ZRG) des deux lots chromosomiques du génome, après la fécondation, pendant le développement.

Cas d'un croisement entre deux individus non consanguins de la génération parentale.

 zones activées

Première étape :

Action de A sur B. Activation des sites inactifs de B par les sites homologues actifs de A.

Deuxième étape :

Action de B sur A. Activation des sites inactifs de A par les sites homologues actifs de B.

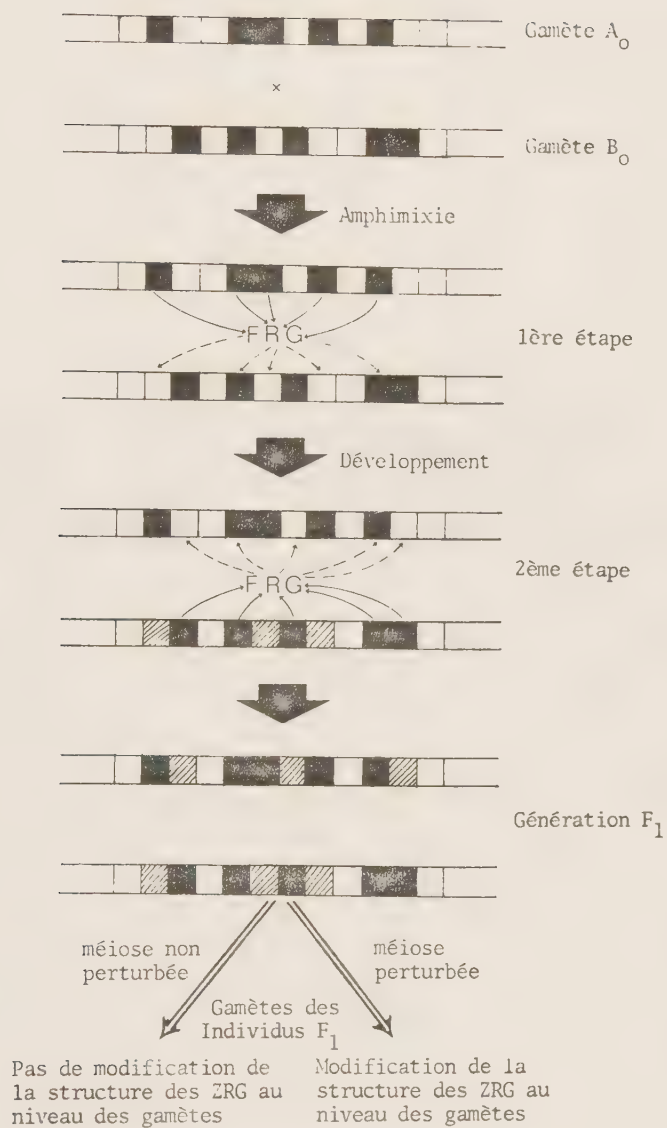
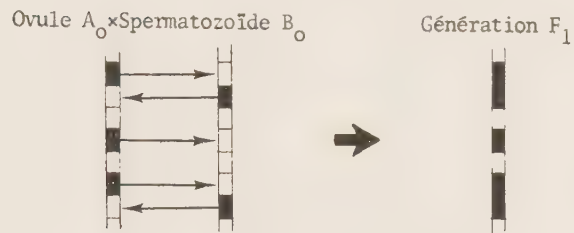


FIGURE 15

Comparaison des trois croisements consanguins
Frère×soeur, Père×fille, Mère×fils
Evolution des interactions chromosomiques selon l'origine
des gamètes.

Croisement parental : génération P_0



Croisements consanguins : génération F_1

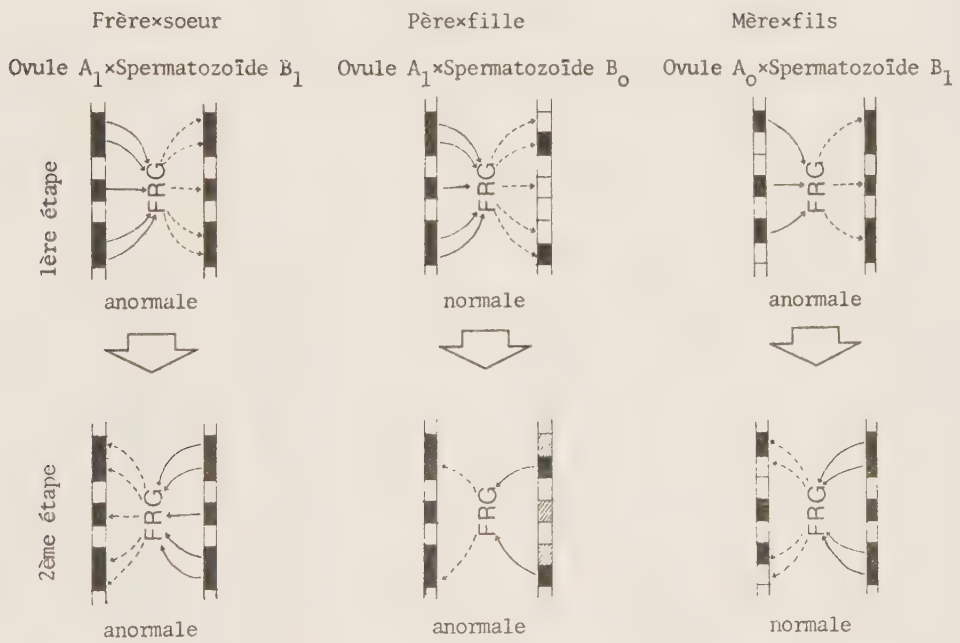
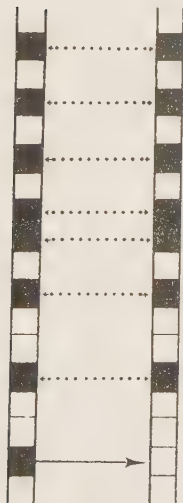
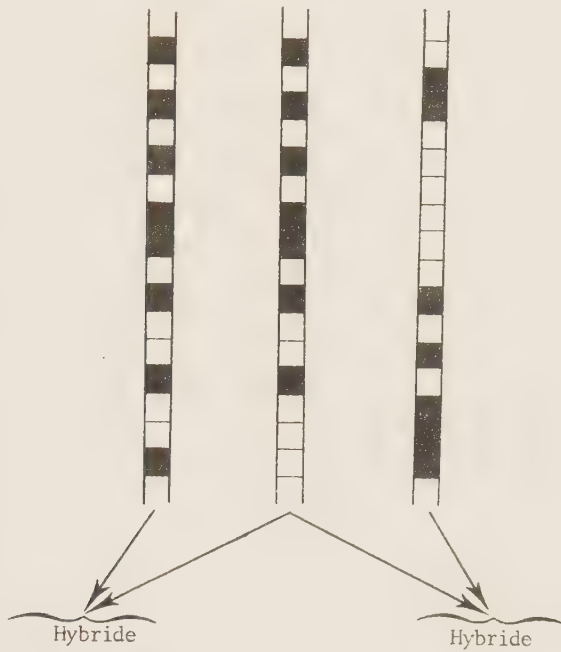


FIGURE 16

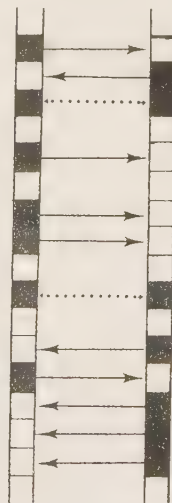
Résultat du croisement entre plusieurs lignées différant
par la structure de leur zone de reconnaissance gamétique (Z.R.G.)

Représentation de la structure des zones de reconnaissance
gamétique de trois lignées distinctes
1ère lignée 2ème lignée 3ème lignée



Les "ZRG" présentent les mêmes
sites homologues à l'état activé

↓
développement anormal

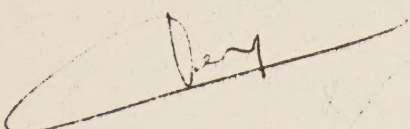
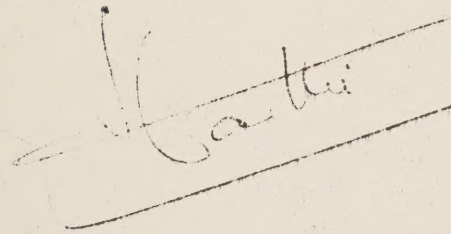


Les "ZRG" ne présentent pas les
mêmes sites à l'état activé

↓
développement normal

Vu.

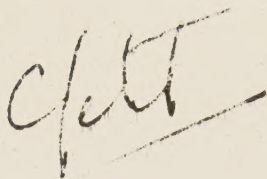
Les membres du jury :



J.M. LEGAY

J. DAILLIE

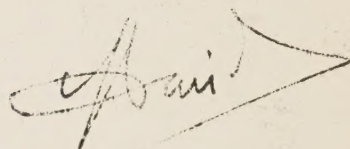
J. DAVID

C. PETIT



Vu et approuvé.

Le Directeur de l'U.E.R.

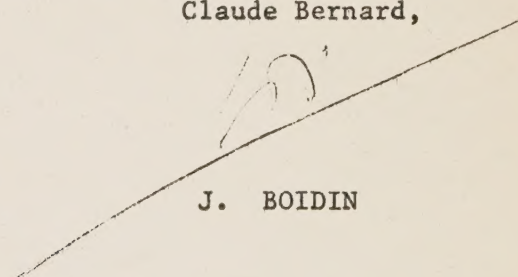

L. DAVID

Vu et accordé le permis d'imprimer.

Lyon, le 22 Septembre 1972

Le Président de l'Université

Claude Bernard,


J. BOIDIN

